Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 1
Mars 1994

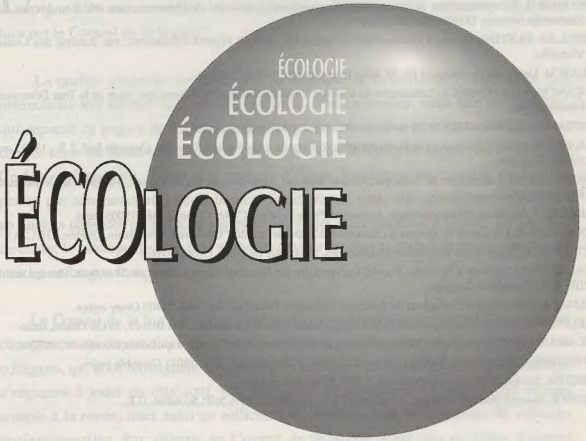
Pr 3835

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 0395-7217

5 OCT. 1994

Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 1
Mars 1994



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 0395-7217

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041564 5

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, Université de Toulouse III, 39 Allée Jules Guesde, 31400 Toulouse.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chitoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GABBOUR, Département des ressources naturelles, Université du Caire, Giza (Egypte).

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universita di Genoa, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genoa, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 quai de la Dorade, 34200 Sète.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotalnd, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

ÉDITORIAL

La revue de la Société Française d'Ecologie, parue pendant 24 ans sous le titre "*Bulletin d'Ecologie*", est désormais intitulée "*Ecologie*". Ce changement s'accompagne d'un certain nombre de modifications, de forme mais surtout de fond, voulues par le Conseil de la Société.

La qualité matérielle est améliorée, la maquette de la couverture modernisée. Les instructions aux auteurs sont données en français et en anglais, ainsi que le sommaire, qui apparaît en page 4 de couverture. La maquette des articles n'est pas modifiée, mais chaque texte est désormais complété par une version abrégée, en anglais ou en français. Ce fait est important: il traduit la volonté d'élargir l'audience de la revue. Celle-ci ne perdra pas son caractère essentiellement francophone, mais elle accueillera des articles en anglais dans des proportions qui pourront varier d'un fascicule à l'autre. En tout état de cause, le principe des versions abrégées devrait faciliter la diffusion internationale des articles en langue française.

Le Conseil de la Société a constitué un Comité éditorial comprenant des membres étrangers, autre façon d'élargir l'audience de la revue. Nous remercions vivement ces collègues, qui nous témoignent ainsi de leur confiance. Les membres du Comité éditorial s'engagent à jouer un rôle actif, non seulement en participant à l'analyse des articles soumis à la revue, mais aussi en sollicitant des auteurs dans leurs réseaux de relations professionnelles. Par ailleurs un Comité de rédaction a été mis en place. Laurent PALKA, Maître de Conférences au Muséum National d'Histoire Naturelle a accepté d'en être la cheville ouvrière; il assure tout le "traitement" des articles, depuis leur réception jusqu'au retour aux auteurs après avis des lecteurs (au nombre de deux, parfois trois), puis la transmission des textes définitivement acceptés à Jean-François DEJONGHE (Quetzal Communication), qui réalise la mise en page des fascicules et en suit la fabrication.

La parution tardive du présent fascicule est due au fait qu'il a fallu attendre de disposer de quelques articles ; or, parmi le petit nombre reçu, plusieurs ont fait l'objet de

refus ou de demandes de profondes modifications. Nous poursuivons en effet, mais en l'accentuant progressivement, la politique de sélection des articles qui était déjà pratiquée depuis plusieurs années.

Le Conseil de la Société Française d'Ecologie espère que les orientations prises vont donner un nouveau dynamisme à sa revue, dont chacun s'accorde à reconnaître qu'elle doit jouer un rôle important pour notre discipline. L'essentiel est maintenant que les écologues français soumettent des articles à "*Ecologie* ", avec la volonté de contribuer à sa progression, et s'efforcent de la faire connaître de plus en plus largement.

Patrick BLANDIN

François BOURLIÈRE †
(21 décembre 1913 – 10 novembre 1993)

Il est difficile de rendre compte en quelques pages d'une existence aussi bien remplie que celle de François BOURLIÈRE, dont l'influence a été et restera considérable sur une génération entière d'écologistes. Tout au plus peut on en rappeler les principales étapes et tenter de faire ressortir les traits dominants d'une personnalité hors de pair.

François BOURLIÈRE a constamment mené en parallèle deux activités scientifiques, en apparence distinctes mais dont chacune a contribué à enrichir l'autre: celle de professeur à la Faculté de Médecine et celle de directeur de conscience de l'écologie française.

Médecin de profession, Interne des Hôpitaux de Paris en 1937, agrégé de médecine en 1949, professeur à la Faculté de médecine de Paris en 1959, il a d'abord enseigné la Physiologie et la Médecine expérimentale avant d'être nommé en 1969 à une chaire spécialement créée pour lui dans la discipline dont il a été en France le fondateur et l'animateur, la Gérontologie. Il occupa cette chaire jusqu'à sa retraite en 1983.

Son activité dans le domaine médical s'est traduite par un rôle important dans la rédaction des Revues internationales "*Gerontologia*" et "*Gerontology*", ainsi que par la publication de plusieurs volumes importants comme un Précis de Gérontologie (1955) avec Léon BINET, "*Sénescence et sénilité, principes d'Hygiène et Thérapeutique*" (1958), "*Progrès en Gérontologie*" (1969), "*Gérontologie, Biologie clinique*" (1982).

A cette tâche d'enseignant s'ajouta une participation active à des recherches sur le vieillissement, participation qui se manifesta par la publication de nombreux articles et par la création, la direction et l'animation de l'unité de Gérontologie de l'INSERM (1969-1983). C'est là qu'il conserva ensuite un bureau lorsque, très élégamment, le Doyen de la Faculté de Médecine lui reprit ses locaux de la rue des Saints-Pères.

F. BOURLIÈRE sut toujours enrichir ses études sur les populations humaines par des observations, sinon des expérimentations, faites sur d'autres Vertébrés – Reptiles, Oiseaux et surtout Mammifères, notamment Primates–. La valeur de ces divers travaux est certifiée tout à la fois par les traductions en différentes langues de ses divers ouvrages et par les multiples rapports et conférences qui lui étaient constamment demandés dans de nombreux pays.

Une telle oeuvre suffirait à honorer la vie d'un homme. Elle n'est pourtant qu'une part de ce qu'a réalisé François BOURLIÈRE au cours de son existence. Son oeuvre purement écologique – son apport médical est lui aussi toujours teinté d'écologie – est en effet plus considérable encore.

Dès le début de sa carrière, il s'était consacré à des travaux de naturaliste et développait dans ce domaine une activité qui ne s'est arrêtée qu'avec sa mort. Parallèlement à ses études de médecine, il obtint en 1941, l'année qui suivit son doctorat en médecine, une licence de Biologie à la Faculté des Sciences de Paris. Déjà passionné par la Zoologie et les Sciences naturelles, il publiait dès 1940 un premier livre de 302 pages intitulé "*Eléments d'un Guide bibliographique du Naturaliste*", suivi en 1941 par un "*Formulaire technique du Zoologiste*" et par de nombreux autres ouvrages.

Parmi ceux-ci, certains furent consacrés aux Mammifères comme "*Vie et mœurs des Mammifères*" (1951), traduit et complété ensuite dans plusieurs éditions en anglais, sous le nom de "*The natural history of Mammals*", puis en 1954 "*Le monde des Mammifères*"

traduit en anglais, allemand, suédois, hollandais et norvégien. F. BOURLIÈRE prit également une part active à la rédaction du volume consacré aux Mammifères dans le Traité de Zoologie publié sous la direction de P.P. GRASSÉ : il y est l'auteur des chapitres sur les Marsupiaux, les Fissipèdes, les Insectivores (en collaboration avec HEIM de BALSAC) et les Chiroptères (en collaboration avec GRASSÉ et HEIM de BALSAC), soit 200 pages au total. C'est lui également qui a, plus récemment (1974), rédigé dans l'Encyclopédie de la Pléiade la partie relative aux Mammifères.

En 1960 il publie avec VERSCHUREN une magnifique étude sur les "*Ongulés du Parc National Albert*" où sont estimées les densités des diverses espèces, puis en 1963 il coédite avec F. CLARK HOWELL "*African ecology and human evolution*", volume qui traduit bien le lien entre la pensée du naturaliste et celle du spécialiste de biologie humaine. C'est dans cet esprit encore qu'il a tout récemment édité "A primate radiation. Evolutionary biology of africal guenons" en collaboration avec A. GAUTIER-HION, J.P. GAUTIER et J. KINGDOM (1988).

Dans le cadre d'une association étroite avec le Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, F. BOURLIÈRE a donné, entre 1962 et 1980, un enseignement aux étudiants du Diplôme d'Etudes Approfondies d'Ecologie (DEA), y développant plus particulièrement les problèmes relatifs à l'écologie des Mammifères. Dans un style toujours décontracté et sur le ton d'une conversation amicale, il savait passionner son auditoire et lui transmettre une foule d'idées fécondes qui ont suscité bien des vocations et orienté bien des carrières.

C'est pour favoriser l'essor d'une discipline dont le développement était étouffé par une tendance toujours plus réductionniste de scientifiques fascinés par la Biologie moléculaire, qu'il dirige avec M. LAMOTTE la publication de six volumes consacrés aux grands problèmes de l'écologie :

1967.– Problèmes de productivité biologique.
1969.– L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.
1971.– L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques.
1975.– La démographie des populations de Vertébrés
1978.– Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres.
1983.– Structure et fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

Impliqué dans plusieurs recherches du Programme Biologique International (PBI) sur les écosystèmes tropicaux, notamment à Lamto en Côte d'Ivoire et à Fété-Olé au Sénégal, F. BOURLIÈRE fut amené à prendre une part de plus en plus active aux synthèses qui suivirent ces travaux. Il s'intéressa tout spécialement aux écosystèmes de savane. Aussi fut-il fait appel à lui pour organiser et diriger la publication de "*Tropical savannas*", le volume 13 de la série "*Ecosystems of the World*". Il y apporta lui-même plusieurs contributions personnelles.

Six ans plus tard, en 1989, il assurait avec Mireille HAMELIN-VIVIEN la coédition de l'ouvrage "*Vertebrates in complex tropical systems*", où sont étudiées les communautés de Mammifères et d'Oiseaux tropicaux aussi bien que les Reptiles des forêts équatoriales et les Poissons des récifs coralliens.

Plus fondamentale encore pour les écologistes de langue française a été l'édition durant des décennies, de la revue "*La Terre et la Vie*", devenue "*Revue d'écologie. Terre et Vie*", l'un des rares périodiques scientifiques français qui peut vivre sans subvention. La tâche qu'il y assuma était d'abord la recherche d'articles originaux et intéressants, à l'occasion de thèses, d'entretiens, de lectures, de rencontres diverses, puis la correction attentive du contenu comme du style de tous les manuscrits. Il a passé jusqu'à la fin de sa vie un nombre d'heures considérable à assurer de façon parfaite cette fonction d'intérêt général.

C'est une action semblable que F. BOURLIÈRE a exercée dans toutes ses relations avec les chercheurs, jeunes et moins jeunes, qu'il a côtoyés au cours de son existence. Lecteur infatigable, il savait communiquer à tous les idées qu'il puisait dans ses lectures. Les soutenances de thèses était pour lui l'occasion de diffuser des idées générales, d'élargir les points de vue de l'impétrant ... comme des autres membres du jury et de tout l'auditoire. On peut dire de lui, en reprenant une heureuse expression de J. BLONDEL et L. HOFFMAN, que "ouvert sur le monde, il ouvrait le monde à ceux qu'il conseillait". Aussi sa participation était-elle recherchée pour toutes les synthèses écologiques et, en dehors des volumes qu'il a lui-même dirigés, il a collaboré à un grand nombre d'ouvrages, en français comme en anglais, et présidé aux débats de multiples séminaires et symposiums. S'ils favorisaient le travail des autres, ces nombreux échanges avec des chercheurs abordant des questions très diverses et en des lieux variés de la planète permettaient à F. BOURLIÈRE d'avoir sur tous les problèmes écologiques une vue plus directe que la simple lecture des manuscrits.

Son ouverture sur le monde était encore accrue par les multiples voyages dont lui donnaient l'occasion

des congrès, les directions de recherche, les remises de distinctions honorifiques. Il profita toujours de ses séjours à l'étranger pour visiter des sites intéressants, tout spécialement les Réserves et les Parcs Nationaux. Il put de cette façon développer une connaissance personnelle et directe des divers milieux naturels de la planète, depuis la Terre Adélie jusqu'aux zones forestières de la Guyane, de la Côte d'Ivoire et de l'Inde.

Un esprit aussi ouvert, une culture aussi vaste, une telle aisance dans les relations humaines amenèrent F. BOURLIÈRE à jouer un rôle important dans de nombreux organismes nationaux et internationaux.

En France, il fit partie à plusieurs reprises du Comité National du C.N.R.S. Il y intervint avec efficacité pour promouvoir l'écologie des Vertébrés et aussi pour faire entendre, comme cela était souvent nécessaire, la voix du bon sens. Il fut aussi un membre actif de la Société National de la Protection de la Nature, dont la revue "*La Terre et la Vie*" est une émanation. Il en fut le président entre 1972 et 1982 et c'est à ce titre qu'il s'intéressa tout spécialement à la station de la Camargue dont il contribua à animer la vie scientifique.

Non moins active fut sa participation aux travaux des organismes internationaux, participation favorisée par une bonne connaissance de l'anglais acquise notamment lors d'un long stage aux USA. Il fut ainsi président de "*Association for tropical biology*" et de "*International association for ecology*", ainsi que de l'Union internationale pour la conservation de la nature (U.I.C.N.). Il tint aussi une place importante au WWF et dans le programme MAB (l'Homme et la Biosphère) de l'UNESCO dont il présida le comité exécutif de 1972 à 1975.

Des hommages unanimes - et combien mérités - lui ont été rendus lors des réunions récentes des instances dirigeantes de ces organismes aussi bien que dans de multiples revues. Ils ne donnent pourtant qu'une idée limitée du rôle qu'a tenu F. BOURLIÈRE dans le développement de l'écologie en France et surtout du vide douloureux que laisse, chez ses amis et tous ceux qui l'admiraient, sa disparition si brutale.

Il serait injuste de ne pas ajouter que cette réussite professionnelle si remarquable n'est pas seulement la conséquence d'un esprit bien organisé et d'un travail de tous les instants. Elle est aussi, par les qualités humaines qui l'ont favorisée, le fruit de l'atmosphère familiale gratifiante qui l'a toujours accompagné.

Maxime LAMOTTE

Ecologie, t. 25 (1) 1994 : 9-18

PAPILLONS DU GENRE *MACULINEA* (*LYCAENIDAE*) ET PASTORALISME : ASPECTS ANTAGONISTES D'UNE GESTION CONSERVATOIRE*

Alain MORAND[1], Yves MAJCHRZAK[2], Olivier MANNEVILLE[3] & Jean-Luc BEFFY[1]

[1] *Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves*
URA CNRS 1451, Université Lyon I - 69622 Villeurbanne cedex
7 rue du 23e RI Bourg en Bresse
[2] *Centre de Biologie Alpine, Université J. Fourier Grenoble, BP 53 38041 Grenoble cedex 9*

SUMMARY
(review paper)

MACULINEA *BUTTERFLY SPECIES (LYCAENIDAE) AND EXTENSIVE GRAZING : ANTAGONISTICAL EFFECTS OF A CONSERVATION MANAGEMENT.*

The purpose of this paper is to discuss the antagonistical effects of management actions in Conservation Biology. For instance, in the Lavours Marsh Reserve extensive summer grazing had been adopted to check the spontaneous development of the vegetation and to maintain herbaceous units where the interest of flora and fauna was high. Extensive grazing is a threat for two species of Maculinea *butterflies, which are among the most threatened Lepidoptera in Europe. Both species have a complex life cycle, breed on* Sanguisorba officinalis *and develop in nests of* Myrmica *ants.*

KEY WORDS *Maculinea nausithous - Maculinea teleius - Sanguisorba officinalis - Myrmica rubra - Myrmica scabrinodis* - Myrmecophily - Wetland management - Extensive grazing - Conservation biology - Upper-Rhône - Natural Reserve of Lavours Marsh

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

Cet article traite d'un problème trop souvent occulté dans la gestion active des milieux naturels : les aspects antagonistes entre objectifs d'un mode de gestion conservatoire. Par exemple, dans la Réserve Naturelle du Marais de Lavours, une gestion par pâturage extensif a été envisagée au départ pour freiner l'évolution spontanée de la végétation afin d'augmenter la richesse et diversité spécifiques des groupements végétaux prairiaux et marécageux et, permettre la réinstallation d'une avifaune caractéristique de ce type de milieux. Or il se trouve que le pâturage extensif induit dans le cas présent une menace sur la plante hôte de deux des espèces de Lépidoptères Maculinea *les plus en danger en Europe.* Maculinea teleius *et* M. nausithous *qui présentent un cycle de vie hautement spécialisé en association avec la plante* (Sanguisorba officinalis) *et une fourmi appartenant au genre* Myrmica.

MOTS CLÉS : *Maculinea nausithous - Maculinea teleius - Sanguisorba officinalis - Myrmica rubra - Myrmica scabrinodis* - Myrmécophilie - Gestion de zones humides - Pâturage extensif - Biologie de la conservation - Haut-Rhône - Réserve Naturelle du Marais de Lavours

INTRODUCTION

Les relations entre grands herbivores et insectes ont été peu étudiées jusqu'à présent. Les grands herbivores peuvent agir sur l'entomocénose de deux manières, l'une directe en favorisant les insectes parasites (FERRAZINI, 1987), les insectes coprophages et coprophiles, les insectes nécrophages et nécrophiles (LECOMTE *et al.*, 1981), l'autre indirecte - en provoquant des variations de richesse et de diversité spécifiques des communautés végétales - sur les insectes phytophages de différents types : phyllophages, floricoles et granivores, ainsi que sur leurs prédateurs (LECOMTE & LE NEVEU 1986, BRUHNES & VILLEPOUX 1987, 1988). Les résultats comparés de LECOMTE & LE NEVEU (1992) sur les populations de Diptères Syrphidés dans des prairies fauchées et non fauchées, pâturées et non pâturées de manière plus ou moins intensive montrent qu'une gestion pastorale extensive favorise leur augmentation qualitative et quantitative.

La présente étude se propose d'illustrer un exemple de relation indirecte entre deux espèces de grands herbivores et deux espèces de Lépidoptères : *Maculinea nausithous* et *M. teleius*. La conservation des *Maculinea* dans le Marais de Lavours constitue un enjeu important. Afin de mieux

*Manuscrit reçu le 15 juillet 1993 , version révisée acceptée pour publication le 11 avril 1994

l'apprécier, une première synthèse est tentée ici entre, d'une part, les travaux de MAJCHRZAK (1992) concernant l'impact du pâturage extensif équin et bovin sur les communautés végétales et de manière plus spécifique sur la sanguisorbe (*Sanguisorba officinalis*), plante nourricière des chenilles des deux espèces de *Maculinea*, et, d'autre part, les observations qualitatives réalisées sur la distribution des papillons *Maculinea* dans la réserve, à la lumière de notions fondamentales sur leur biologie et leur écologie. Ces deux espèces sont devenues une priorité de l'Alliance Mondiale pour la Nature (I.U.C.N.), du Conseil de l'Europe (convention de Berne) et d'autres organisations internationales comme le W.W.F. (HEATH 1981, WELLS *et al.*, 1983, THOMAS 1984, GUILBOT 1990, W.W.F. 1991)

Les prairies humides et marais de la vallée du Haut-Rhône dans l'Ain et la Savoie possèdent les plus importantes populations de *Maculinea nausithous et M. teleius* de toute l'Europe de l'ouest (WARREN, 1987). Il y a une dizaine d'années, avant l'expansion du maïs, DUFAY (1979) les estimait très abondantes en Chautagne (Savoie), aux environs de Lyon et dans l'Isère. La régression et la transformation de leurs biotopes devant la progression de l'agriculture intensive du maïs et la populiculture, l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles (pâturage et fauche), les aménagements hydroélectriques entrainant des modifications hydrologiques (DUFAY 1979, PAUTOU & BRAVARD 1982) laissent redouter la disparition de ces populations à plus ou moins brève échéance.

Potentiellement, le Marais de Lavours, l'un des derniers grands marais d'origine fluviolacustre de la vallée du Haut-Rhône, classé réserve naturelle, représente pour ces deux espèces un de leur dernier grand refuge européen (WARREN 1987, BORDON 1993)

Cet exemple soulève un problème trop souvent occulté dans les espaces naturels à gestion active : les aspects antagonistes entres les objectifs d'une gestion conservatoire à long terme (PAUTOU *et al.*, 1991, PAUTOU 1992)

LE SYSTÈME BIOLOGIQUE *MACULINEA - SANGUISORBA - MYRMICA*

D'une manière générale, les relations entre les Lépidoptères et leurs plantes nourricières sont un exemple classique de coévolution (au sens de EHRLICH & RAVEN 1964), qui met en jeu une course « épée-cuirasse » où toute innovation défensive ouvre une zone adaptative potentielle (DESCIMON, 1990).

Chez les plantes, on observe des moyens de défense chimiques, mécaniques (sclérification, silification), phénologiques, démographiques et morphologiques pouvant mettre en échec l'équipement sensoriel des papillons par le jeu du camouflage et du mimétisme (HOWE & WESTLEY, 1988).

Chez les papillons, à la spécialisation progressive et variée des modes de défense des plantes, ont répondu à la fois la capacité de détection des femelles pondeuses et les capacités physiologiques des larves à éliminer, stocker ou utiliser les substances de défense (DESCIMON, 1990). La faculté de s'associer en symbiose avec les fourmis ou myrmécophilie est une manière plus subtile de déjouer les stratégies de défense de la plante. DEVRIES (1992) suggère que la myrmécophilie a permis à des insectes herbivores d'exploiter des symbioses préalablement établies entre les plantes et les fourmis. Cet étonnant système d'interactions n'est apparu que dans deux familles de papillons : les Riodinides et les Lycaenides auxquels appartiennent les Azurés des prairies humides et sèches (genre *Maculinea*).

Les cinq espèces européennes du genre *Maculinea* présentent un cycle de vie très complexe. Les exigences écologiques et biologiques de *Maculinea arion, M. teleius, M. nausithous, M. alcon* et *M. rebeli* ne sont pas identiques, mais elles relèvent toutes plus ou moins du modèle suivant.

Les cinq espèces présentent la faculté d'effectuer leur vie larvaire dans les nids de fourmis rouges du genre *Myrmica*, dans lesquels elles se nourrissent du couvain de leurs hôtesses, hivernent et se nymphosent. La chenille exsude des secrétions sucrées dont les fourmis se délectent. Cette secrétion issue d'une glande particulière, portant le nom d'organe de NEWCOMMER, inciterait les fourmis à tolérer les chenilles dans la fourmilière. Chacune des cinq espèces présente une forte spécificité pour une ou deux plantes nectarifères favorites et une ou deux plantes hôtes nourricières pour les larves. Enfin, la survie des larves dans la fourmilière est liée à l'espèce de fourmi hôte (genre *Myrmica*) qui les abrite.

La dynamique du système *Maculinea,* considérée par certains auteurs comme le cycle de vie le plus spécialisé observé chez l'ensemble des papillons (COTTRELL 1984, THOMAS *et al.*, 1989), est rendue particulièrement complexe dans la Réserve de Lavours, car elle met en jeu cinq populations interdépendantes :

- deux espèces de *Maculinea* : *M. teleius* BERGSTRASSER 1779, l'Azuré de la Sanguisorbe, et *Maculinea nausithous* BERGSTRASSER 1779, l'Azuré des paluds.
- deux groupes de fourmis-hôtes (*Myrmica*) : du groupe « *rubra* » et du groupe « *scabrinodis* » (BERNARD, 1968).
- la plante hôte nourricière *Sanguisorba officinalis,* ou grande pimprenelle, hémicryptophyte de la famille des Rosacées, sur laquelle les deux espèces de *Maculinea* pondent

Selon les études des biologistes anglais J. THOMAS et G. ELMES (THOMAS 1984, THOMAS *et al.*, 1989, ELMES & THOMAS 1987a et 1987b) on peut résumer les intéractions entre ces diverses espèces par un schéma qui illustre bien leur complexité (FIG. 1).

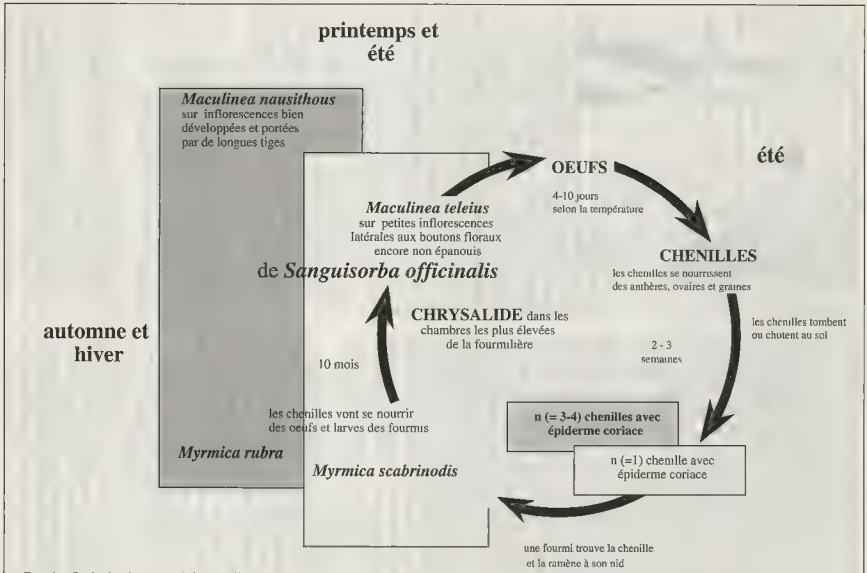


Fig. 1.– Cycle de vie comparé des papillons *Maculinea nausithous* et *Maculinea teleius*

Life cycle of Maculinea nausithous *and* Maculinea teleius *butterflies species.*

LA RÉSERVE DU MARAIS DE LAVOURS ET SA GESTION

Le Marais de Lavours recouvre une vaste zone humide appartenant au complexe alluvial du Haut-Rhône (FIG. 2). Il est situé dans une zone synclinale surcreusée par les glaciers et comblée par les alluvions postglaciaires. Autrefois, les grands mammifères tels que les aurochs, bisons et chevaux sauvages occupaient sans doute ce milieu et entretenaient une végétation herbacée par leur activité de pâturage. L'Auroch (*Bos primigenus*) disparaît du bassin du Rhône à la fin du Haut-Moyen-Age, le cheval sauvage au XVI[ème] siècle alors que le bison se retire vers les dernières forêts primitives à l'Est de l'Europe à la même époque (BOURDIER, 1961).

Traditionnellement exploité tant pour sa tourbe et son argile qu'utilisé comme zone de pâturages jusqu'au siècle dernier, le Marais de Lavours a vu décliner ses activités traditionnelles tout au long du XX[ème] siècle et a connu, de ce fait, un abandon progressif des zones humides. Enfin, depuis une vingtaine d'années, une partie du marais a été mise hors d'eau pour la culture du maïs. Or, dès 1969, les travaux de AIN et PAUTOU révèlent dans ce dernier grand marais fluviolacustre l'existence d'une flore (droséras, orchidées…) et d'une faune (râle des genêts, courlis cendré ..) exceptionnelles. Sa diversité écologique est grande et il contient la majorité des biocénoses caractéristiques de ces milieux : milieux aquatiques d'eaux stagnantes ou courantes et de bord des eaux, tourbières basiques à cypéracées, cladiaies, moliniaies, joncha ies, cariçaies hautes très variées, phragmitaies pures ou à hautes herbes, prairies à *Arrhenatherum elatius*, bosquet à *Salix cinerea*, aunaies à *Alnus glutinosa*, chênaies-frênaies subclimaciques, peupleraies plantées.

Délaissées par l'agriculture traditionnelle ou soumises à des travaux d'assèchement, les zones humides du Marais de Lavours étaient vouées soit à une disparition, soit à une banalisation et à une uniformisation de la flore par l'élimination de taxons ayant un intérêt phytosociologique certain (PAUTOU & BRAVARD, 1982). En 1984, 474 hectares de prairies humides et marais à des stades différents d'évolution sont classés Réserve Naturelle d'Etat. Le but de la gestion conservatoire est de maintenir la biodiversité de cet écocomplexe (au sens de BLANDIN & LAMOTTE, 1985) en assurant un équilibre entre les différents composants, c'est à dire en s'opposant à l'abandon du marais, qui autrefois utilisé de façon extensive, subit désormais un envahissement des cariçaies et des prairies humides par les grands hélophytes (phragmite, cladium…) et les arbustes (aulne glutineux, bourdaine, viorne aubier et saule cendré). Actuellement, en l'absence d'action anthropique, cette évolution spontanée, encore accélérée par les aménagements réalisés en périphérie du marais, aboutirait alors à une aulnaie banale commune dans la vallée du Rhône (PAUTOU, 1984, 1985) qui

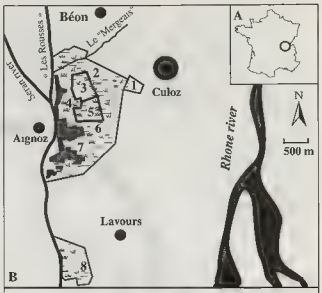


FIG. 2A & B – Localisation de la Réserve et situation des sites où l'on rencontre l'une ou les deux espèces de papillons *Maculinea* (observation 1989-1991).

The Lavours area and the sites where Maculinea *species occur.*

Limites de la réserve
limits of Natural Reserve
Limites des parcs de pâturage
limits of pastoral parks
forêts *forests*
marais *marsh*
autres *others*
Numéro = zones d'observation des *Maculinea*
Number – observation stations of Maculinea *butterflies*

couvrirait à terme tout le marais (CLUZEAU, 1989). C'est pourquoi, suite à une étude de faisabilité du projet (MAJCHRZAK, 1984), la solution retenue pour enrayer cette évolution spontanée de la végétation a consisté en la mise en place d'un pâturage extensif par des races d'herbivores rustiques : 12 bovins (Highland Cattle) ont été introduits en 1987 et 9 Chevaux Camargues en 1989.

L'étude quantitative des différences d'impact des deux espèces (bovins Highland Cattle et Chevaux Camargue) a nécessité la création à titre expérimental d'un parc bovin de 24 hectares et d'un parc équin de 30 hectares au sein de la réserve.

D'autres parcs, ou unités pastorales, existent au sein de la réserve, mais ceux-ci n'ont pas fait l'objet d'un suivi quantitatif d'évolution des populations végétales. Le reste de la réserve naturelle est soit laissé à son évolution naturelle, soit soumis à un débroussaillage ou à une fauche régulière (MAJCHRZAK & MOREAU, 1991).

ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE *SANGUISORBA OFFICINALIS* DANS LES UNITES PATURÉES DE LA RÉSERVE NATURELLE

Après 5 années de suivi de la végétation, il est possible d'apprécier la dynamique du système sous l'impact du pâturage (MAJCHRZAK 1992). Pour le suivi quantitatif de l'impact du pâturage sur les communautés végétales herba-

cées, d'une part, et ligneuses, d'autre part, les techniques du relevé linéaire et celles d'un comptage des ligneux à l'intérieur d'un cercle d'un rayon de huit mètres (totalisant une surface de 200 m²) ont été respectivement utilisées. Nous renvoyons aux publications de GODRON (1968), POISSONNET & POISSONNET (1969), DAGET & POISSONNET (1971), MAJCHRZAK & MANNEVILLE (1987) et MANNEVILLE & MAJCHRZAK (1988) pour de plus amples informations.

La sanguisorbe est relativement bien représentée dans le parc des Chevaux Camarguais et le parc des BOVINS Ecossais. Bien que présente dans d'autres secteurs de la réserve, les parcs d'une superficie totale de 54 hectares englobent une partie importante de sa zone de distribution.

Le pâturage est sans aucun doute un phénomène complexe qui combine de multiples actions de l'animal sur les communautés végétales : on distingue couramment le broutage, le piétinement et la restitution des fumures. La pression de pâturage n'est pas uniforme. Elle est, en outre, fonction de plusieurs facteurs (JORGE & ROLANDO 1972, BAKKER & RUYTER 1981, DUNCAN & D'HERBES 1982, LECOMTE & LE NEVEU 1986, FERRAZINI 1988, MAJCHRZAK 1992) tels que le type d'herbivores, le faciès de la station, l'appétence des espèces végétales, les variations dans le temps et l'espace de la disponibilité qualitative et quantitative de ces ressources végétales, les conditions climatiques, la dispersion et l'accessibilité des zones d'activités...

La figure 3 illustre la variabilité de la pression de pâturage dans les parcs équin et bovin sur cinq années. Au cours des relevés linéaires de végétation, chacune des 102 placettes échantillonnées a été évaluée par une note d'affinité avec une classe d'intensité de pâturage qui exprime l'action globale, au niveau de la placette, du pâturage (broutage, piétinement et présence de fèces).

Par ailleurs, pour estimer l'impact du pâturage sur les communautés végétales et, en particulier, sur l'évolution de *Sanguisorba officinalis*, deux paramètres sont utilisés ; ils tiennent compte du nombre de fois où l'espèce a été rencontrée dans chaque placette :

• la fréquence d'une espèce (FS) est le rapport, exprimé en pourcentage, entre le nombre d'unités observées où cette espèce est présente et le nombre totale d'unités observées Elle reflète le recouvrement réel de l'espèce ;

• la contribution spécifique présence (FSP) est le rapport exprimé en pourcentage, entre la fréquence (absolue ou centésimale) de cette espèce et la somme des fréquences (absolues ou centésimales) de toutes les espèces. Ce paramètre reflète l'importance de chaque espèce par rapport aux autres plantes présentes, donc son recouvrement relatif.

L'étude conjointe de l'évolution au cours des cinq années de ces deux paramètres (FS et CSP) et la projection de l'abondance de *Sanguisorba officinalis* sur la carte des placettes (FIG. 4) indiquent que :

• dans le parc des Bovins Ecossais, la CSP et la FS diminuent de manière constante au cours des cinq années bien que l'espèce se soit maintenue dans le secteur Sud-Est peu pâturé en 1990 et 1991 ;

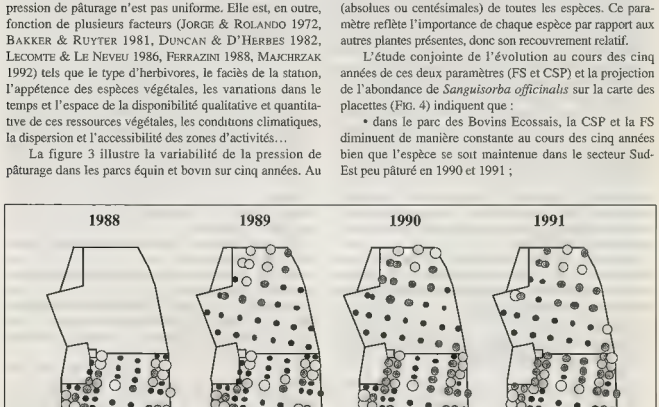


FIG. 3.– Intensité du pâturage dans les 102 placettes entre 1988 et 1991 (chaque placette est représentée par un cercle proportionnel à la pression de pâturage définie selon 5 classes (MAJCHRZAK, 1992).

Pasture intensity in the 102 stations between 1988 and 1991. Each station is showed by a circle whose surface is proportional to the pressure of pasture defined according to five classes (MAJCHRZAK, 1992).

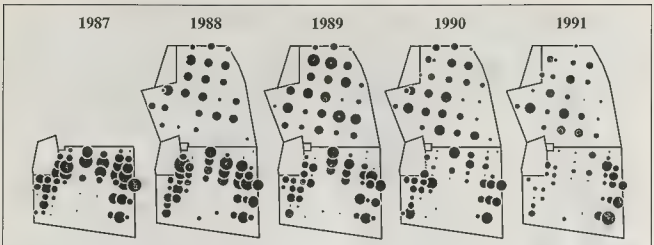


FIG. 4.– Evolution de *Sanguisorba officinalis* dans chaque placette du parc des bovins (en bas) entre 1987 et 1991 et du parc des chevaux camarguais (en haut) entre 1988 et 1991 (MAJCHRZAK, 1992). La surface des cercles est proportionnelle à l'abondance de la sanguisorbe dans les placettes.

Evolution of Sanguisorba officinalis in each station of the bovines park (1987-1991) (lowerpart) or in each station of the horses park (1988-1991) (upperpart) (MAJCHRZAK, 1992). Circles surfaces are proportional to the abundance of Sanguisorba officinalis in the stations.

• dans le parc des chevaux camarguais, il y a augmentation de la CSP et de la FS au cours de la première année puis diminution les deux années suivantes. Dans un premier temps, la sanguisorbe semble avoir été favorisée par la pression de pâturage sur *Phragmites australis*, puis elle apparaît très nettement défavorisée en raison d'une augmentation de la pression de pâturage (augmentation de l'effectif) à partir de 1990.

Espèce fréquemment associée à la présence de *Molinia coerulea* et *Schoenus nigricans*, deux graminées broutées préférentiellement, *Sanguisorba officinalis* apparaît donc très sensible au pâturage.

PREMIER BILAN DES POPULATIONS DE *MACULINEA* DANS LA RÉSERVE NATURELLE

La distribution des deux espèces de *Maculinea* (*M. teleius* et *M. nausithous*) est issue d'observations qualitatives sur trois années. Bien que donnant une idée très imparfaite de l'occupation de l'espace par les papillons, ces observations permettent néanmoins une première discussion sur le devenir des populations de *Maculinea* sous l'influence de différentes contraintes. Les sites de reproduction recensés sont indiqués sur le plan de situation (FIG. 2) et numérotés de 1 à 8.

Ils présentent soit l'une des deux espèces, soit les deux espèces de *Maculinea* (TAB. I)

Si l'on réalise le bilan de la gestion pratiquée sur ces huit sites, on constate que :

• quatre sites (1,3,5 et 7) sont soumis au pâturage extensif qui entraîne de façon certaine (sites 3 et 5, voir FIG. 4) ou probable (sites 1 et 7) une diminution des populations de sanguisorbes.

• les quatre autres sites sont soumis à la fauche. Le site 2 est fauché par un agriculteur local avec la gêne qui en résulte dans la mesure où l'on ne contrôle ni les dates de fauche ni celles de la fenaison. Les sites 4 et 6 correspondent aux zones parefeux des parcs pâturés et, en principe, font l'objet de fauches annuelles ou bisannuelles. Enfin, le site 8 situé dans la réserve sud a été fauché dans un premier temps pour favoriser la recolonisation du râle des genêts dans la région. Actuellement à l'étude, un plan de pâturage est envisagé dans cette partie de la réserve sud.

Ces 8 sites *a priori* favorables aux *Maculinea* sont susceptibles d'être, ou ont été, déjà modifiés sans que l'impact sur les populations de papillons ou d'une quelconque autre composante du système biologique

TABLEAU I.- Espèces de *Maculinea* observées de 1989 à 1992 dans la Réserve Naturelle du Marais de Lavours (voir FIG. 2). L'absence d'une espèce est symbolisée par un point d'interrogation (?)

Maculinea species actually observed in the Natural Reserve of the Lavours Marsches .

Numéro des sites	1	2	3	4	5	6	7	8
Maculinea nausithous	?	*	*	*	*	*	*	*
Maculinea teleius	*	?	?	?	?	*	?	?

Maculinea-Sanguisorba-Myrmica n'ait été véritablement pris en compte. Bien qu'encore limitées, les connaissances actuelles laissent à penser qu'à terme aucun de ces sites ne semble en mesure de réunir tous les critères nécessaires au maintien des deux espèces de papillons.

DISCUSSION-CONCLUSION

Après cinq années de suivi sur les 54 hectares de marais eutrophes, il est prouvé que la sanguisorbe est une espèce très sensible au pâturage par les herbivores équins et bovins. Il semble donc ressortir de ces résultats une incompatibilité entre la gestion pastorale actuelle, même s'il n'est pas question ici de remettre en cause cette dernière sur d'autres éléments du cortège floro-faunistique des parcs, et la maintenance à plus ou moins long terme du système *Maculinea-Sanguisorba-Myrmica*. Or, la gestion pastorale tend actuellement à s'étendre sur la réserve (MAJCHRZAK & MOREAU, 1991, PONCERO, 1993). Les conséquences sur les populations de *Sanguisorba officinalis* ne seront certainement pas négligeables.

Par ailleurs, même en l'absence d'étude quantitative à ce sujet, la pratique de fauches en dehors des parcs pâturés, avec une périodicité et une fréquence annuelles très variables, n'est certainement pas sans incidence sur les populations de *Maculinea* qui, nous l'avons vu, ont un cycle biologique directement lié au cycle biologique de la sanguisorbe et des fourmis *Myrmica*.

HOCHBERG *et al.* (1992 et 1994) considèrent qu'au sein du système *Maculinea* - plante hôte - fourmi, les facteurs limitant l'abondance et la persistance des populations de papillons peuvent être soit la dynamique de populations de la plante hôte (cas de la gentiane pneumonanthe pour *Maculinea rebeli*) soit le nombre de nids de fourmis (espèce *Myrmica sabuleti* pour *Maculinea arion*). Qu'en est-il pour le fonctionnement et la dynamique des populations de *Maculinea nausithous* et *M. teleius* ? Il est intéressant de signaler que le pâturage a une influence mal connue sur les fourmis. Nous pouvons juste évoquer quelques éléments de réflexion.

Ainsi, les exigences écologiques des deux espèces de fourmis ne sont pas exactement identiques. Les fourmis hôtes (*Myrmica rubra*) des *Maculinea nausithous* préfèrent les zones broussailleuses à la différence des fourmis hôtes (*Myrmica scabrinodis*) des *Maculinea teleius* qui privilégient les milieux herbacées plus ouverts.

Il semble donc que le rythme de la fauche, empêchant l'invasion du marais par les grands hélophytes et les arbustes, puisse jouer un rôle sur la dynamique des populations de fourmis et influencer par là-même la dynamique globale du système. WARREN (1987) propose qu'en toute logique, il conviendrait de faucher des parcelles tous les trois ou cinq ans afin de favoriser un début de colonisation par les arbustes bénéfique à *Myrmica rubra* (donc a priori *Maculinea nausithous*), la fauche restant par ailleurs indispensable pour éviter une invasion plus massive des ligneux au détriment des plantes herbacées dont la sanguisorbe. Un rythme de fauche tous les deux ou trois ans serait plus adapté au complexe *Myrmica scabrinodis/ Maculinea teleius*. Par ailleurs, une fenaison précoce, en juin ou au cours des premiers jours de juillet, serait probablement plus bénéfique pour les *Maculinea* car la sanguisorbe sera encore capable de fleurir avant la dépose des oeufs fin juillet, début août. L'influence de ces aspects périodicité et fréquence est à approfondir et doit être estimée avec précision.

De plus, les fourmilières peuvent souffrir d'une manière non négligeable de la présence de chenilles en leur intérieur susceptible d'entraîner leur destruction. Cependant, la fourmilière semble apparaître comme la composante « long terme » du système du fait qu'elle peut persister d'une année sur l'autre et même plusieurs années (malgré les fréquentes perturbations dues aux crues, on observe chaque année la présence de fourmis). La sanguisorbe, très influencée par la fauche ou le pâturage, apparaît être l'élément « court terme » pour le maintien des populations de *Maculinea*. Cette interaction de composantes qui possèdent une dynamique temporelle différente est aussi une des originalités de ce système.

Hormis son caractère temporel, la dynamique du système s'effectue aussi dans l'espace. THOMAS *et al.* (1989) ont montré pour un autre sytème *Maculinea* - plante hôte - fourmi que le choix des inflorescences pour la ponte semblait indépendant de la présence de fourmis hôtes dans les environs. Le système *Maculinea-Sanguisorba-Myrmica* du Marais de Lavours, parce qu'il présente des espèces distinctes pour une seule plante hôte, ne s'inscrit pas nécessairement dans le cadre défini par THOMAS *et al.* (1989). Une étude des structures spatiales dans les parcs de pâturage et dans d'autres unités non pâturées de la réserve, des fourmis ou des fourmilières, et des chenilles sur les inflorescences demeure une priorité pour comprendre la dynamique et le fonctionnement de ce système complexe.

Par ailleurs, certaines espèces de papillons ont été parmi les espèces animales les mieux étudiées empiriquement pour étayer, notamment, les concepts fondamentaux de la théorie des métapopulations (e.g. HANSKI & GILPIN 1991 pour un résumé du cadre théorique). Une telle théorie prend en compte des éléments très importants en Biologie de la Conservation pour définir les tailles minimales viables de chaque population (SOULE 1987), et les déplacements entre unités d'habitat ainsi que la disposition spatiale de ces unités d'habitat qui peuvent être indispensables à un maintien dynamique des populations (FAHRIG & MERRIAM 1985, LEFKOVITCH & FAHRIG 1985, FAHRIG & PALOHEIMO 1988). Les études menées principalement par HARRISON et EHRLICH (EHRLICH & MURPHY

1987, HARRISON *et al.* 1988, HARRISON 1991, EHRLICH 1992, THOMAS & HARRISON 1992) ont bien montré tous les progrès qui peuvent être faits dans la connaissance du fonctionnement des métapopulations de papillons et de l'influence de la destruction de l'habitat sur le maintien des populations de papillons.

La régression des populations de sanguisorbe par le pâturage extensif ou par une mauvaise coordination des fauches saisonnières et interannuelles dans la réserve est une menace très forte sur les populations des deux espèces de *Maculinea*

Actuellement, il est clair qu'à l'échelle du paysage la réserve constitue une «île» autour de laquelle les atteintes au milieu naturel n'ont pas de raisons de cesser (expansion du maïs, de la populiculture, modification du régime hydrologique…). Il importe donc, au sein de la réserve, de favoriser et de maintenir des unités favorables au maintien des populations de *Maculinea*, donc de sanguisorbe et de fourmis. Ceci ne signifie pas tant l'abandon de la gestion pastorale actuelle que la nécessité d'une réflexion plus approfondie pour éviter des effets antagonistes flagrants des différents types de gestion conservatoire

En effet, n'y a-t-il pas un paradoxe à vouloir maintenir les groupements prairiaux à schoins, joncs et molinies, habitats que l'on reconnaît rare et intéressant au niveau européen (nomenclature CORINE) pour de nombreuses orchidées (*Liparis loeselli, Spiranthes aestivalis*), la gentiane pneumonanthe *(Gentiana pneumonanthe*), la parnassie des marais (*Parnassia palustris*) et des plantes carnivores (*Drosera spp, Pinguicula spp*) et perdre le complexe *Maculinea-Sanguisorba-Myrmica* en raison même du maintien de ces prairies par une gestion de type pastoral ?

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient MM P. RICHOUX, P. BLANDIN et B. GUINAND pour leurs suggestions et critiques pertinentes, Mr E PATTEE pour celles concernant l'ensemble des textes en anglais.

Les traitements statistiques ont été réalisé à l'aide du logiciel ADE (Analyse des Données Environnementales, D. CHESSEL & S. DOLEDEC, URA CNRS 1451, Lyon I)

BIBLIOGRAPHIE

AÎN, G. & PAUTOU, G , 1969.– Etude écologique du marais de Lavours *Doc. Carto. Végé Alpes*, 7 : 25-64.

BAKKER, J P. & RUYTER, J C., 1981.– Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation. A study with sequential mapping, *Vegetatio*, 44 : 81-100.

BERNARD, F., 1968.– *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale.* Masson et Cie, Paris : 411 p.

BLANDIN P. & LAMOTTE M., 1985 – Ecologie des systèmes et aménagements : fondements théoriques et principes méthodologiques. p. 139-162 *In* M. LAMOTTE, *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*, Masson Ed., Paris, 173 p.

BOURDIER, F., 1961.– *Le bassin du Rhône au quaternaire, géologie et préhistoire.* Paris, Ed. C.N.R.S., Tome 1 et 2, 364 p et 295 p

BORDON, J , 1993.– *Présentation d'une étude en cours sur les lépidoptères du marais de Lavours.* Rapport préliminaire Réserve de Lavours, 4 p

BRUNHES, J. & VILLEPOUX, O., 1987.– *Les arthropodes du marais de Lavours* Université B. Pascal et Réserve Naturelle du Marais de Lavours : 26 p.

BRUNHES, J. & VILLEPOUX, O., 1988.– *Les arthropodes du marais de Lavours.* Université B. Pascal et Réserve Naturelle du Marais de Lavours : 19 p.

COTTRELL, C.B., 1984.– Aphytophagy in butterflies : its relationship to myrmecophily *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 79 : 1-57.

CLUZEAU, C., 1989.– *Etude de l'extension de l'Aulne glutineux* (Alnus glutinosa) *dans le marais de Lavours (Ain) : répartition spatiale des classes de tailles.* Rapport technique D.E.A. Lyon I, 27 p

DAGET, P. & POISSONNET, J., 1971.– *Méthode d'analyse de la végétation des pâturages. Critères d'application.* Ann. Agron., 22 5 41

DESCIMON, H., 1990.– *Monophagie et polyphagie chez les lépidoptères.* Table ronde, S.F.E.C.A., 5 : 148-149.

DEVRIES, P., 1992.– Les chenilles chantantes. *Pour la Science*, 182 : 82-88

DUFAY, C., 1979. Les Lépidoptères des marais de Chautagne (Savoie). *Bull mens. Soc. Linn.* Lyon, 10 : 589-605.

DUNCAN, P. & D'HERBES, J.M., 1982.– The use of domestic herbivores in the management of wetlands in the Camargue, France. *In* D A. SCOTT (ed). *Management of wetlands and their birds*. International waterfowl Research Bureau, Slimbridge : 51-67

ELMES, G. & THOMAS, J., 1987a.– Le genre *Maculinea*. *Dans « les papillons de jour et leurs biotopes »* . Ed. L.S.P.N, Bâle : 354 365

ELMES, G. & THOMAS, J , 1987b.– Biologie et écologie des fourmis du genre *Myrmica. Dans « Les papillons de jour et leurs biotopes »* Ed. L.S.P.N, Bâle : 404-410

EHRLICH, P.R. & RAVEN, P.H., 1964.– Butterflies and plants : a study in coevolution. *Evolution* 18 : 586-608.

EHRLICH, P.R., 1992 - Population biology of checkerspot butterflies and the preservation of global biodiversity. *Oikos*, 63 : 6-12.

EHRLICH, P.R. & MURPHY, D.D., 1987.– Conservation lessons from longterm studies of checkerspot butterflies. *Conservation Biology*, 1 : 122-131

FAHRIG, L. & MERRIAM, H.G., 1985.– Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66 : 1762-1768

FAHRIG, L. & PALOHEIMO, J., 1988.– Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology*, 69 : 468 475.

FERRAZINI, S., 1987.– *Organisation dans le temps et l'espace de hovins de race camarguaise. Plasticité du comportement dans un environnement hétérogène.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 236 p

GODRON, M., 1968.– Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.*, 3 : 185-212.

GUILBOT, R., 1990.– La protection des insectes en France : le point sur la situation actuelle. *Alexanor*, 16 : 225-231.

HANSKI, I. & GILPIN, M.E., 1991.– Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Bio. J. Linn. Soc.*, 42 : 3-16.

HARRISON, S., 1991.– Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation *Biol. J. Linn. Soc.*, 42 : 73-88.

HARRISON, S., MURPHY, D.D. & EHRLICH, P.R , 1988.–

Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha Bayensis* : evidence for a metapopulation model. *Am. Nat* , 132 : 360-382.

HEATH, J., 1981.– *Threatened Rhopalocera in Europe*. Council of Europe, Strasbourg

HOCHBERG, M.E., THOMAS, J.A. & ELMES, G.A., 1992.– A modelling study of the population dynamics of a large butterfly. *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *J. Anim. Ecol.*, 61 : 397 409

HOCHBERG, M E., CLARKE, R.T., ELMES, G W. & THOMAS, J A., 1994 (in press) – Population dynamic consequence of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant host. *J. Anim Ecol*

HOWE, H F & WESTLEY, L.C., 1988.– *Ecological relationships of plants and animals*. University Press, Oxford : 273 p

JORGE, O.A. & ROLANDO, J C L., 1972 – An ecological assessment of the influence of grazing on plant community structure. *J. Ecol* , 60 : 333-341

LECOMTE, T. & LE NEVEU, C., 1986.– *Le Marais Vernier : contribution à l'étude et à la gestion d'une zone humide*. Thèse, Université Rouen, 624 p

LECOMTE, T. & LE NEVEU, C., 1993 – Insectes floricoles et pastoralisme. *Actes du séminaire des 6 et 7 novembre 1992*, Le Mans *dans « La Lettre des Réserves Naturelles »*.

LECOMTE, T., LE NEVEU, C. & JAUNEAU, A., 1981.– Restauration de biocénoses palustres par l'utilisation d'une race bovine ancienne (Highland Cattle) : cas de la réserve des Mannevilles (Marais Vernier- Eure). *Bull. Ecol.*, 12 : 225 247.

LEFKOVITCH, L.P. & FAHRIG, L., 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecol. Mod.*, 30 , 297-308.

MAJCHRZAK, Y., 1984 - *Pâturage extensif en réserve de Lavours*. Rapport M.S T. Environnement, Université de Rouen : 50 p.

MAJCHRZAK, Y. & MANNEVILLE, O., 1987.– Gestion des zones naturelles humides : méthodologie de suivi du pâturage par des bovins Highland cattle dans la réserve naturelle du marais de Lavours (Béon, Ain, France). *112ème Congr. nat. Soc. savantes*, Lyon, 1987. Sciences, fasc. III : 113-125.

MAJCHRZAK, Y., 1992.– *Evolution des communautés végétales de marais tourbeux soumises au pâturage de bovins et d'équins Application pour la gestion conservatoire d'une zone humide, le marais de Lavours (Ain, France)*. Thèse de doctorat ès Science, Université de Grenoble I : 150 p.

MAJCHRZAK, Y. & MOREAU, D., 1991.– *Réflexion pour la réalisation d'un plan de gestion de la Reserve Naturelle du Marais de Lavours*. Rapport Ministère de l'Environnement et C P.R.N., 115 p.

MANNEVILLE, O. & MAJCHRZAK, Y., 1988.– Types de cartographie du couvert végétal dans le suivi de la gestion par pâturage d'une réserve naturelle (Marais de Lavours, Ain, France). *Doc. Carto. Ecol.*, XXXI : 61 72.

PAUTOU, G., 1984.– Les forêts alluviales dans l'axe rhodanien : organisation spatiale et évolution, comparaison avec d'autres systèmes fluviaux. *Doc Carto Ecol* , XXVII, 43-64

PAUTOU, G., 1985.– *Problèmes biologiques posés par l'extension des peuplements de ligneux dans le Marais de Lavours*. Rapport Université Grenoble et Réserve de Lavours : 19 p.

PAUTOU, G., 1992.– Les interactions espace-temps dans les hydrosystèmes fluviaux. *Dans les Actes du séminaire « Gestion et restauration des milieux fluviaux »*. Conférence Permanente des Réserves Naturelles, Mulhouse : 64 p.

PAUTOU, G. & BRAVARD, J P., 1982.- L'incidence des activités humaines sur la dynamique de l'eau et l'évolution de la végétation dans la vallée du Haut-Rhône français. *Rev. Géogr Lyon*, 57 : 63-79.

PAUTOU, G , MAJCHRZAK, Y., MANNEVILLE, O., GRUFFAZ, G. & MOREAU, D , 1991. Dynamique de la végétation et gestion de la réserve naturelle du marais de Lavours (Ain). *Rev. Géogr. Lyon*, 66 , 61-70.

POISSONNET, J. & POISSONNET, P., 1969.– *Essai de comparaison de méthodes d'analyse phytosociologique et agronomique des formations herbacées denses permanentes*. CNRS-CEPE. Montpellier, Doc. 50 , 120 p.

PONCERO, A , 1993 – *Rapport d'activités de la Réserve Naturelle du marais de Lavours* 20 p.

SOULE, M.E., 1987.– *Viable populations for conservation*.– Cambridge Univ Press., Cambridge : 189 p

THOMAS, J.A., 1984.– The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M teleius* (the scarce large blue) in France. *Biol. Conserv*, 28 : 325 347

THOMAS, J A., ELMES, G.W., WARDLAW, J.C. & WOYCIECHOWSKI, M., 1989. How specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, 79 : 452-457.

THOMAS, C.D. & HARRISON, S., 1992 – Spatial dynamics of a patchily distributed butterfly species. *J. Anim. Ecol.*, 61 : 437-446.

WARREN, M S., 1987.– *The butterflies of the « Marais de Lavours and its environs »*. Rapport Reserve Naturelle du Marais de Lavours : 7 p

WELLS, S M., PYLE, R.M. & COLLINS, N M., 1983.– *The IUCN Invertebrate Red Data Book*. IUCN. Gland, Switzerland.

WWF France., 1991.– *Les papillons*. Revue Fonds Mondial Pour La Nature : 27 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The aim of this paper is a subject that has been too little discussed in Conservation Biology : the antagonistical effects of management actions. Only a few studies exist about the relationship between large herbivores and insects. In the Natural Reserve of Lavours Marsh, extensive summer pasture seems to be a threat for the preservation of *Maculinea* butterfly species because herbivores graze the host plant (*Sanguisorba officinalis*) of their catterpillars

The Rhône valley and particularly the Lavours Marshes, are probably the major stronghold of *Maculinea nausithous* and *M teleius* populations in Western Europe. They include very large populations (at least several thousand adults) in the damp meadows and marshes where the vegetation is maintained in a suitable condition by traditional farming practices or natural allogenous processes.

There are five European species of *Maculinea*, all of which have the most specialized life cycle among butterflies. They breed on only one or two plant species and develop in the nests of ants belonging to the genus *Myrmica*. Presently these species are among the most endangered Lepidoptera in the world and their conservation has been made a top priority by the IUCN, the Council of Europe, and other international organizations

Both *M. nausithous* and *M. teleius*, the two species present in the Lavours Marsh, oviposit on the flowerheads of *Sanguisorba officinalis*, but spend most of their immature lives inside *Myrmica spp* ant nests, where their young catterpillars feed on ant brood.

The Lavours Marshes, that lie between lake Bourget and the Rhône, are a part of the great alluvial complex of the French Upper Rhône river. They were formerly devoted to various agricultural activities and now they are rapidly disappearing by the extension of maize or poplar culture or by the extension of industrial and resi-

dential areas. The remaining areas of the marshes are practically abandoned and have evolved by autogenic processes towards damp woodlands. This and the hydrological changes caused by the environment of the river valley for the production of electric power account for the important invasion of shrubs into helophytic vegetation. In the 1984-created reserve, management by extensive grazing had been adopted to control the spontaneous development of the vegetation and to maintain herbaceous units in places where the interest of flora and fauna was high.

Over five years, 54 ha of eutrophic marshes have been submitted to grazing pressure by Highland Cattle and Camargue Horses. Five years after the introduction of horses and cattle, this extensive grazing has induced changes in the abundance and the composition of the plant community.

The decrease in the host plant (*Sanguisorba officinalis*) populations inside the pastoral parks is a long term threat to *Maculinea*. *Sanguisorba officinalis*, which is often present together with frequently grazed plants (*Molinia coerulea* and *Schoenus nigricans*) seems to be very sensitive to grazing. Outside pastoral parks, even if no quantitative study has been performed, cutting is also a threat for *Maculinea* via *Myrmica*. Actually, *Myrmica* species are adapted to different vegetations level. Thus *Myrmica rubra* prefers habitats dominated by low scrub, whereas *Myrmica scabrinodis* prefers habitats dominated by herbaceous plants.

At present, the estimation of the distribution of both *Maculinea* species in the Lavours Reserve suggests that no stations, in which they occur, are free from threats such as summer grazing, which tends to increase, badly seasonnaly and annually adapted cutting, and autogenous processes.

In the Lavours Marshes, *M. nausithous* and *M. teleius* populations are threatened by the alternative threats of agricultural improvement, abandonment of land to autogenic processes, and now extensive pasture in the Natural Reserve. On a long term management scale, the vegetation units that are suitable to the *Maculinea-Sanguisorba-Myrmica* complex must urgently be checked, maintained or restored. It is also important to promote any study that may provide a precise knowledge of the natural history and ecology of the species and the interactions involved.

Ecologie, t. 25 (1) 1994 : 19-29

ARTHROPOD COMMUNITY OF *STIPA TENACISSIMA* TUFTS IN THE HIGH STEPPE PLAINS OF TLEMCEN (ALGERIA)*

Mohamed Anouar KHELIL[1] & Domitien DEBOUZIE[2]

[1]Institut de Biologie, Université de Tlemcen, IMAMA. BP 358 RP, 13000 Tlemcen (Algeria)
[2]URA CNRS 243 (Biométrie, Génétique et Biologie des Populations), Université Claude Bernard 43, bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex (France)

SUMMARY
(original scientific paper)

The organization and composition of the arthropod community living in Stipa tenacissima *(alfa) tufts were studied in Algerian steppes. Observations were done in five overgrazed sites in the region of Tlemcen High Plains during four years and in a reserve free from grazing, during three years. 132 taxa were identified. Coleoptera and Hymenoptera species were the most abundant. More arthropod adults and more Coleoptera were captured in the reserve than in the other five sites but the total number of species did not change notably. The temporal organization in the* Stipa *community was stable every year; the date of first appearance of adults and successional patterns of the main families were similar. Several trophic chains were described. The mechanisms responsible for the alfa community organization are discussed and the effects of Algerian steppe recession on arthropod diversity are emphasized.*

KEY WORDS : Arthropod community - Steppe - Temporal organization - Biodiversity.

RÉSUMÉ
(Travail original)

LA COMMUNAUTÉ D'ARTHROPODES DES TOUFFES D'ALFA (STIPA TENACISSIMA) DANS LES HAUTES PLAINES STEPPIQUES DE TLEMCEN (ALGÉRIE)

L'organisation et la composition d'une communauté d'arthropodes vivant dans les touffes de l'alfa (Stipa tenacissima) *ont été étudiées dans des steppes algériennes. Les observations ont eu lieu dans cinq stations surpâturées de la région des Hautes Plaines de Tlemcen pendant quatre ans et dans une réserve, non pâturée, pendant trois ans. 132 taxons ont été identifiés. Les espèces de Coléoptères et d'Hyménoptères sont les plus nombreuses. Davantage d'arthropodes adultes et davantage de Coléoptères ont été capturés dans la réserve (par rapport aux cinq autres stations) , en revanche le nombre total d'espèces a peu changé. L'organisation temporelle de la communauté inféodée à l'alfa a été stable chaque année, la date d'apparition des premiers adultes et les patrons de succession des principales familles restent identiques. Plusieurs chaînes trophiques sont décrites. Les mécanismes responsables de l'organisation de la communauté d'arthropodes sont discutés ainsi que les effets de la régression des nappes alfatières algériennes sur la biodiversité des arthropodes.*

MOTS CLÉS : Communauté d'arthropodes - Steppe - Organisation temporelle - Biodiversité

INTRODUCTION

ROOT (1973) identified communities composed of subunits as « component communities », assemblages of species associated with some microenvironment or resource such as a particular plant taxon. PRICE (1983) gives examples for insect component communities on crucifers, bracken, *Heliconia* and *Spartina* species. Several hypotheses on community organization have been put forward (e. g., SCHOENER, 1974 ; BARBAULT, 1992 ; EVANS, 1992). At first, niche differentiation may be due to interspecific competition between species of the community (HUTCHINSON, 1978) ; according to this hypothesis species compete for food and for « enemy free space » (LAWTON, 1984). However most phytophagous species densities are low relative to the potential food supplies (e.g. LAWTON & STRONG, 1981) which suggests that individuals living at the same trophic level rarely interact as insect communities on plants (LAWTON & HASSELL, 1984 ; but see CLENCH, 1967).

*Manuscrit reçu le 14 janvier 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 25 avril 1994

A second hypothesis emphasizes the role of environmental heterogeneity in the stability of phytophagous insect communities (GOULD & STINNER, 1984). Habitats and resources within habitats vary in space and time together with a genetic heterogeneity in host-plant interactions. A third hypothesis, the « enemy-impact hypothesis » (PRICE, 1983) suggests that predators and parasites may play an important role in organizing communities.

North African steppes are dominated by the perennial grass (alfa) *Stipa tenacissima* which covers about 80 % of the total phytomass. This grass grows in discontinuous tufts that usually live about thirty years (BOUDY, 1952). The community of insects living in the tufts has not been studied, except for the partial observations of TRABUT (1889) and DEVARENNE (1981) on the butterfly *Euchloe peshi*. No systematic census of the insect *Stipa* community has been published in North Africa or elsewhere in semi-arid regions. The only similar work we know was limited to soil fauna of mediterranean climate regions (DI CASTRI & DI CASTRI-VITALI, 1981) but the aerial fauna of *Stipa tenacissima* tufts is unknown

Algerian *Stipa* steppes are regressing at a rate of 1 to 2 % per year due to the demographic pressure of man and livestock (LE HOUÉROU, 1985). In the 1980's they occupied 30 000 km² in Algeria (AIDOUD, 1989). The regression leads to a strong decrease in alfa flowering (personal observation).

Our study was designed to investigate the arthropod component community in western Algerian steppes during seven years and to relate its organization to *Stipa* flowering. By comparing two regions that differ in the quality of *Stipa* tufts, we test the effect of alfa regression on its insect community.

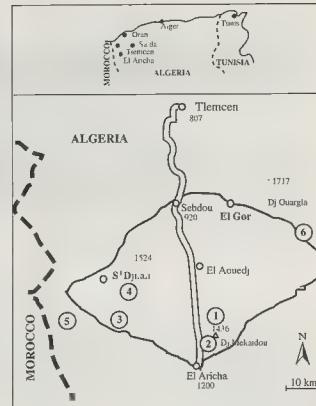


FIG. 1.– Map of the high plains of Tlemcen (Algeria). The six sites were : 1 Mrdfa (1220 m), 2 Mekaidou (1300 m), 3 Sidi Mhamed (1153 m), 4 Chegghet Boudjemaa (1263 m), 5 Rekbet et tnk (1104 m), 6 Nouala (El Gor) (1093 m).

Carte des Hautes Plaines de Tlemcen (Algérie).

MATERIAL AND METHODS

Six sites were selected in the high plains of Tlemcen ; they belonged to two regions : El Aricha and El Gor (FIG. 1). The climate is arid and mediterranean with cold winters (GAOUAR & BOUABDELLAH, 1980). Maximum monthly temperatures occur in July and August (between 34.4 and 35.6 °C), the minimum in January (-1.5 °C). Mean annual rainfall is less than 200 mm (about 180 mm during the 1970-87 period) with only about 10 mm from June to September. Soils at the six sites are similar and texturally classified as loamy-sandy on a chalky crust (GAOUAR & BOUABDELLAH, 1980).

A large homogeneous area (usually 5-10 ha) was chosen in each site of El Aricha region and a 10 x 10 m plot was randomly chosen within it. *Stipa* cover was estimated at about 10-15 % in the plots of the five sites ; the height and volume of alfa tufts were similar in each plot (KHELIL, 1984). El Aricha sites were overgrazed since about 1980 (personal observation) by many herds of sheep. Nomads also harvested *Stipa* and sold it as raw material for paper. Many hollows in the steppe were reclaimed and cereals sown, producing gaps in *Stipa* cover.

Site n°6 in El Gor region was a reserve belonging to INRF (Institut National de Recherches Forestières, Algeria) and is free from grazing since 1984. A random 10 x 10 m plot was randomly chosen within it. *Stipa* cover was estimated at about 27 % (BENSID, 1990).

Stipa grass has two slow activity periods in winter and summer (DJEBAILI, 1984). Its phenology is similar in the six sites. In March the persistent leaves resume activity ; new leaves emerge from seeds. Flowering begins at the end of April and lasts about two months. Fruit are mature at the end of June ; soon after leaves enter a latent period till the first rains in September or October. Then leaf activity resumes during about two months before winter cold

Arthropods could not be captured at the same time in the two regions due to technical difficulties specific to Algeria. Adult arthropods were sampled from 1981 to 1984 in El Aricha region and from 1987 to 1989 in El Gor region. A sample was collected in each site each week

from March to July. Two complementary techniques were used : direct captures and fixed traps. In the first technique adults were caught with a sweep net by wandering within the plots ; to compare the number of arthropods caught each week, each sample was limited to exactly ten net sweepings. Moreover a 1 x 1 m square with one or two tufts was randomly chosen in each plot ; all the big adults on roots, leaves and spikes or in the litter were caught by hand ; small ones were aspirated with a mouth suction.

In the second technique arthropods were caught by drop-traps and colored traps. Three 1 x 1 m squares containing a tuft were randomly chosen in each plot. In each square three drop-traps were installed : one under the leaves of the tuft, another near the tuft and the third between two alfas. The traps (9 per site) were cristalline glass vessels (diameter 0.15 m, 0.1 m high) buried so that the upper brim was flush with the ground.

Ten yellow traps by site were put near randomly chosen tufts. They were plastic basins (0.3 m in diameter, full of water and a few drops of detergent) put 20 and 60 cm high on an iron device. A shepherd regularly added water between visits

Most individuals were identified at the species level, some at the genus or family (KHELIL 1984), with the help of the French «Museum National d'Histoire Naturelle» and the « Laboratoire de Zoologie » (INRA, Versailles). Molluscs were excluded from our identifications. Diversity of the community was measured by the number of taxa (species, genus or family). Since different species of arthropods are differentially captured by traps or sweep nets (SOUTHWOOD, 1978 and below), and since intra-habitat diversity should be better measured by biomass of the community species (MAGURRAN, 1988), we used Brillouin index applied to qualitative notes given for the abundance of species (Appendix). Specific composition of the two regions (El Aricha and El Gor) was compared by Jaccard index : $C_J = j/(a+b-j)$ where j is the number of species found in both sites, a and b the number of species in sites A and B, respectively.

To study organization of the community we defined ten groups of arthropods that were seen living on leaves, spikes and roots, or in roots of alfa. Other species, genus or families were neglected. Seven groups corresponded to individual families (Acrididae, Alleculidae, Chloropidae, Formicidae, Meloidae, Scarabeidae and Syrphidae), one (Thysanoptera) corresponded to two families (Phloethripitidae and Aelothripitidae), one (Apoidea) to three families (Andrenidae, Halictidae and Megachilidae) and the last (Arachnid) to four families (Araneidae, Atypidae, Eresidae and Scorpionidae). Data were pooled by summing all adults of a group whatever the catching or trapping system and the site (only for El Aricha sites). Correspondence Analysis (CA) was used to search for groups with the same distribution of arthropods. It was a within-year CA on residuals calculated as the differences between the initial distributions and their mean per year (BENZÉCRI, 1983 ; PERSAT & CHESSEL, 1989). So the within-year organization could be searched for whatever the yearly variations.

RESULTS

COMMUNITY COMPOSITION

132 taxa were identified in the alfa community of arthropods (complete list in Appendix). The value is slightly underestimated since the species of several individuals could not be identified and probably corresponded to new ones (CHEVIN, personal communication). To give a global picture of the community composition all the data collected in the six sites, whatever the year and trapping technique, were grouped. Coleoptera species were the most abundant : 25 species, with fruit species (e. g., Meloidae and Buprestidae) and ground beetles (e. g., Scarabaeidae and Tenebrionidae). Hymenoptera were well represented with 22 species, half of which belonged to the Andrenidae family. Two other groups had also a significant number of species :

TABLE I. Numbers of arthropod adults caught by trapping or sweeping at El Aricha (EA) and El Gor (EG). Average values on four (EA) or three (EG) years and ten water-traps or ten net sweepings. 1 = Arachnid, 2 = Mynapod, 3 = Isoptera, 4 = Orthoptera, 5 = Thysanoptera, 6 = Coleoptera, 7 = Hymenoptera, 8 = Lepidoptera, 9 = Diptera. Groups 1 to 3 cannot be estimated correctly by water-trap and group 5 by sweeping

Effectifs d'arthropodes adultes capturés par piégeage ou filet-fauchoir à El Aricha (EA) et El Gor (EG).

	Groups	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
Trapping	E A	–	–	–	0.3	2.4	5.0	7.1	0.4	14.3	29.5
	E G	–	–	–	0.4	4.9	15.0	11.9	0.5	15.7	48.4
Sweeping	E A	2.3	2.6	2.9	1.4	–	4.5	2.2	1.1	1.0	18.0
	E G	2.9	5.0	4.0	2.1	–	7.6	3.3	1.7	1.6	28.2

Orthoptera (10) and Homoptera (9). Few species belonged to Lepidoptera and Diptera genus, respectively 4 and 6.

Diversity measured by Brillouin index was similar in the two regions : 4.16 at El Aricha and 4.15 at El Gor. Their number of arthropod species was rather the same (about 130), but some species could not be identified (Appendix). Jaccard index was close to unity : 0.93, confirming the high similarity between the two communities. The only noticeable differences concerned Diptera with at least three species less at El Gor site, and a family of Coleoptera (Anthicidae) only present at El Gor.

The two regions were compared on the number of adults caught by the two techniques, trapping or sweeping. First, data were averaged on the four years (at El Aricha) and on three (at El Gor) since Chi^2 tests showed no significant between-year differences. By opposition to the qualitative specific composition of communities, significant differences were detected in the number of adults. Whatever the technique more arthropods were globally caught at El Gor than at El Aricha : about 60 % more in El Gor reserve (Table I). On the average a water-trap captured about 50 adults per year at El Gor and sweep net about 30. The two communities can also be compared on the basis of their distribution of individuals par group of species. The two communities appreciated by trapping (TABLE I) significantly differed ($Chi^2 = 27.35$, 5 d.f., $P = 0.0001$) : at El Gor Coleoptera beetles were more abundant (28 % of the total catches) and few Diptera flies were trapped. On the opposite no difference in the community composition could be detected when considering the number of adults caught by sweep net ($Chi^2 = 1.81$, 7 d.f., $P = 0.97$).

TEMPORAL COMMUNITY ORGANIZATION

The main data concerned the five sites in El Aricha region. The general temporal organization was the same in the two regions : the first adults appeared in April and very few remained in July (FIG. 2). Most adults of the steppe community were observed in May.

Despite the small between-year variations (see above), a preliminary correspondence analysis (CA) on the raw data gave a temporal organization less structured than a within-year CA which was adopted for the following. A first analysis showed the special status of the Syrphidae group : adults were caught late, only from the end of May until July, whatever the year. Because of this temporal heterogeneity, the group was eliminated in the following analysis. A within-year CA showed that the capture distribution for Thysanoptera and Meloidae groups contrast with that of Acrididae (FIG. 3b). Adults of the first two families disappear on about 10 June (FIG. 2) ; this structure exists every year as shown by the arrows in FIG. 3c. Acrididae, with the dominant species *Ramburiella hispanica*, and also Arachnids are caught throughout the four months.

CA also shows the special distributions of Alleculidae beetles and Scarabaeidae (on the vertical axis, FIG. 3b). Every year these Coleoptera are abundant in May and

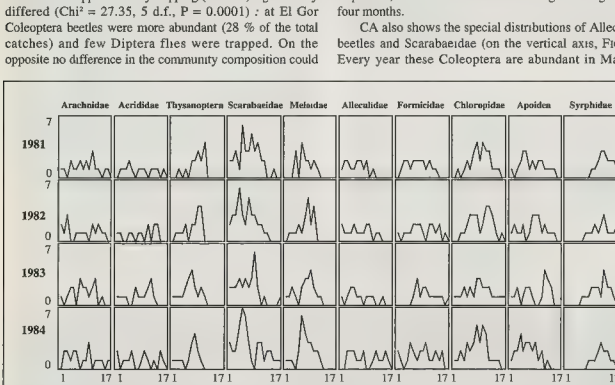


FIG. 2 – Average numbers of arthropod adults captured (by hand or trapped) per week. The weeks are shown on the abscissa : 1 corresponds to the first week of April and 17 to the last week of July. Data from El Aricha region (sites 1 to 5).

Effectifs moyens d'arthropodes adultes capturés à la main ou piégés par semaine. Les semaines sont indiquées en abscisse : 1 correspond à la première semaine d'avril et 17 à la dernière semaine de juillet. Données venant de la région d'El Aricha (stations 1 à 5).

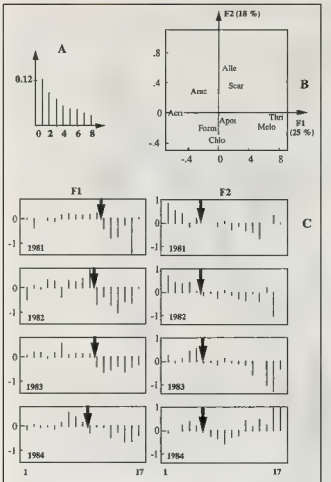


FIG. 3 : Correspondence Analysis on the residuals after removal of the average distributions per year.
The group Syrphidae was eliminated from the analysis (see text). A : eigenvalue values, B : factorial map (F1 x F2) with the nine groups (Acri = Acrididae, Alle = Alleculidae, Apoi = Apoidea, Arac = Arachnid, Chlo = Chloropidae, Form = Formicidae, Melo = Meloidae, Scar = Scarabaeidae, Thri = Thysanoptera), C : F1 and F2 give coordinates according to the date (in week) from April to July, for each year. Arrows indicate a change in coordinate values, that is, in temporal abundance.

Analyse des correspondances effectuée sur les résidus après avoir enlevé les distributions moyennes par année. Le groupe des Syrphes a été éliminé de l'analyse. A : valeurs propres, B : carte factorielle F1 x F2, C : coordonnées factorielles sur F1 et F2 selon la date (en semaine) d'avril à juillet, chaque année Les flèches indiquent un changement dans les valeurs des coordonnées, donc dans les abondances au cours du temps.

June. The other groups, Apoidea and Formicidae (Hymenoptera) and Chloropidae (Diptera) have similar and central distributions.

The temporal stability of the alfa community was also observed at El Gor site. Moreover precise data were available for the first captures of three beetle species : *Heliotaurus coeruleus* (Alleculidae) adults were caught first on 16 May 1987, 11 May 1988 and 13 May 1989 (BOUKLI, 1991) ; *Mylabris oleae* and *M. calida* adults were present in the site from the end of April to mid-June 1987, 1988 and 1989, with peak numbers from 11 to 25 May whatever the year (KRELIL, 1991).

COMMUNITY ORGANIZATION WITHIN AN ALFA TUFT

Observations during the seven years of study gave an insight on the vertical microdistribution of arthropods within a tuft. Some species are primary consumers of alfa and others, secondary consumers (KHELIL, 1984). Adults of Mordellidae, Alleculidae, Thrips, Meloidae and Formicidae families live on the flowers and spikes, the Acrididae on the leaves and a few adults (Arachnids and Scarabaeidae) in the litter and on roots (FIG. 4). Larvae of Syrphidae and Scarabaeidae develop in the ground of tufts. Several trophic chains have been established (KHELIL, 1984) : for instance *Haplothrips tritici* adults infest spikes and are predated by *Aelothrips intermedius* adults. *Mylabris* species (Meloidae) attack spikes as adults and their larvae, together with the fly *Usia incisa* parasite Acrididae ootheca (BALACHOWSKY, 1963). Many predators were found in alfa tuft : *Coccinella septempunctata*, *Metasyrphus corolae* for aphids, *Tachysphex gracilis* for young larvae of Acrididae, *Elis* species for Scarabaeidae larvae, Pompilidae species for the adults of the ground spider *Atryphus affinis*, *Podalonia affinis* for Noctuidae larvae, the ant *Camponotus micans* for young Hodotermes larvae, and the scorpion *Buthus occitanus* which is a polyphagous predator.

DISCUSSION

Most invertebrates were caught soon after the persistent leaves of alfa resume activity. The numbers of arthropods in the community are maximum at flowering time. In June seeds drop from the spikes, maximum temperatures reach about 30 °C and above all the sirocco is beginning to blow often and violently. Many arthropods disappear as adults, except the Syrphidae, Arachnids and Acrididae as *Ramburiella hispanica*.

Our statistical analyses show a temporal organization in the alfa component community with three categories of species :

- Acrididae and Arachnids have a maximum occupation of tuft since they are always present, from April to July,
- many groups have a limited and early occupation : Alleculidae, Thysanoptera, Meloidae and Formicidae, in order of occurrence. For the first three families their presence depends on flowering since adults live on spikes. Ants eat seeds in June as in the Sonora desert (BROWN & DAVIDSON, 1977) ;

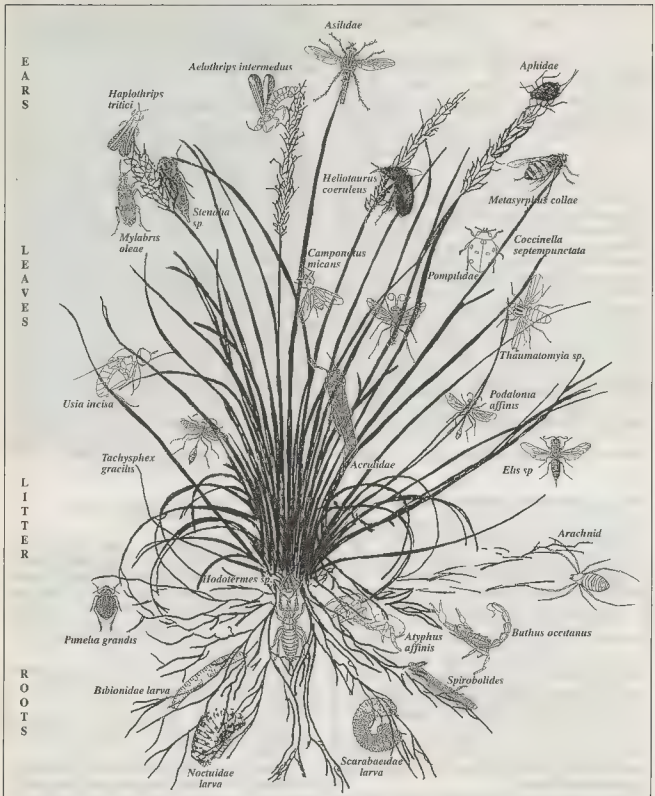


FIG. 4.– Rough spatial microdistribution of arthropods in an alfa tuft. Only some typical species or taxon are represented
Microdistribution spatiale schématisée des arthropodes dans une touffe d'alfa. Seuls les espèces ou taxons typiques sont représentés

• one group has a late appearance : the Syrphidae whose larvae are egg predators of aphids.

The alfa component community has a major characteristic : its high stability. During the four years its composition did not vary in El Aricha region (a similar qualitative conclusion emerged for El Gor region, KHELIL, 1991) ; species or families of arthropods succeeded one another in the same order and were captured at similar dates whatever the year. Such a stability can be explained by the special environment of the steppe habitat : alfa activity resumes at the same period every year and flowering always begins at the end of April in the Tlemcen steppe region.

Our descriptive approach cannot identify the mechanisms responsible for the community organization. Temporal succession seems to be the major determinant ; it minimizes interspecific competition (LAWTON & HASSELL, 1984). For example spikes of alfa are successively occupied by Alleculidae, Thrips and Meloidae but two species of these families are rarely observed on the same spike (personal observation) ; however these species do not seem to compete for food. Species may greatly overlap in their feeding ecology but this does not always imply competition for food (RATHCKE, 1976). Plant heterogeneity also plays a role in the organization of our arthropod community since the beginning of flowering spreads over about 10 days (DJEBAILI, 1984). Finally the community organization imposes different constraints on adults and immature stages : most eggs are laid in the soil where preimaginal development takes place (KHELIL, 1984). The survival of larvae depend on the composition of soil fauna. Conversely, adults must find partners for mating and resources to survive. So life history strategies of most arthropod species living on alfa tufts must be conceived as a compromise between different constraints on adult and on pre-imaginal stages.

The magnitude of *Stipa* fauna can be compared to other arthropod communities. The number of taxa we found during the seven years of study (132) is small if compared to temperate communities, for instance to the 412 species of insects known to be associated with Ambrosiinae in southern California (GOEDEN & TEERINK, 1993), or to the 135 and 169 species respectively in green oak and cork oak (BIGOT & KABAKIBI, 1987 & 1989). However, considering the semi-arid environment, the *Stipa* fauna is relatively rich and diversified since harsh environments are known to be usually species-poor (DI CASTRI & DI CASTRI-VITALI, 1981 ; BEGON *et al.*, 1986 ; BROWN, 1988). Species diversity decreases when the extreme range of monthly mean temperatures increases (MCARTHUR, 1975). Of course all the species caught in or near *Stipa* tufts do not feed on *Stipa* leaves, roots or spikes ; tufts may be used as shelters to avoid excessive temperature, as mating sites or as places where predators and parasites can find a host. At last, some species are species from the surrounding regions that can live in the steppe (HESSE *et al.*, 1951).

The mean number of individuals per species is usually low in *Stipa* arthropod community. Few insects were captured per trap or sweeping (Table I). Global densities were much lower than, for instance, for the soil macroarthropod community living in a mediterranean pine forest in Greece (KARAMAOUNA, 1990 and references therein). Aridity may probably be responsible for the low abundances. *Stipa* steppe by its environment and its low resources cannot allow most species of arthropods to exist at high densities.

The species composition of *Stipa* fauna was similar in the two contrasting steppes (overgrazed or free from grazing). The difference in *Stipa* cover had not yet induced modifications in the fauna diversity. However changes were observed in the number of adults which was much higher in the protected steppe. Moreover beetles belonging to several species were more abundant when *Stipa* flowers and spikes appeared every year at high densities. Thus the regression of steppe leads to a decrease in the abundance of arthropods and some beetle species are becoming extinct.

CONCLUSION

If the destruction of Mediterranean vegetation is not recent since it began in the Neolithic (LE HOUÉROU, 1981), the rate of steppe regression greatly increased since thirty years due to the demographic pressure of man and livestock and to many droughts (LE HOUÉROU, 1985). Our study which is the first to estimate the *Stipa* arthropod community, shows that the regression of alfa cover led to a decrease in insect number. Many areas free from grazing should rapidly be delimited to avoid a complete destruction of the *Stipa* fauna. In our study we could not identify some arthropod species but, if nothing is done, they will become extinct before their identification.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to Mr CHEVIN (INRA Versailles) for his help in species identification and to R. GRANTHAM for comments and help with our English. Data were analyzed with MacMul software. The work was supported by CNRS (URA 243) and the «Comité Mixte d'Evaluation et de Prospective de la coopération interuniversitaire Franco-Algérienne» (89 MES 112).

REFERENCES

AIDOUD, A., 1989.– Contribution à l'étude des écosystèmes steppiques pâturés des Hautes Plaines Algéro-Oranaises

(Algérie). Fonctionnement, évaluation et évolution des ressources. Thèse de Doctorat d'Etat, Alger.

BALACHOWSKY, A. S , 1963.– *Entomologie appliquée à l'agriculture. Coléoptères*. Tome 1, Vol. 1. Masson, Paris.

BARBAULT, R., 1992.– *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution* Masson, Paris.

BEGON, M , HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R., 1986 - *Ecology : individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.

BENSID, T., 1990.– Structures spatiales et interférences entre individus dans deux populations d'alfa (*Stipa tenacissima* L.) et d'armoise blanche (*Artemisia herba alba* Asso) vivant dans les hautes plaines steppiques de Tlemcen (Algérie). Thèse de Magister de Biologie végétale, Tlemcen (Algérie).

BENZECRI, J. P., 1983.– Analyse de l'inertie intraclasse par l'analyse d'un tableau de correspondances *Les Cahiers de l'Analyse des Données*, **8** : 351-358.

BIGOT, L. & KABAKIBI, M., 1987.– Evolution spatio-temporelle de la composition et de la structure du peuplement frondicole sur chêne liège dans le massif des Maures (Var). *Bull. Ecol.*, **18** (3) : 157-168.

BIGOT, L. & KABAKIBI, M., 1989 – Evolution spatio-temporelle de la composition et de la structure de la communauté frondicole des arthropodes du chêne vert dans le massif des Maures (Var) *Bull. Ecol.*, **20** : 163-171

BOUDY, P., 1952.– Gude forestier en Afrique du Nord. *In : La maison rustique*. Paris, 453-463

BOUKLI, L., 1992.– Contribution à l'étude de l'Alléculide *Heliotaurus coeruleus* (Coleoptera : Alleculidae) dans les Hauts Plateaux steppiques de Tlemcen (Algérie). Thèse de Magister d'Ecologie animale, Tlemcen (Algérie).

BROWN, J H., 1988.– Species diversity. *In :* MYERS, A.A. & GILLER, P.S. (eds), *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, London : 57-89

BROWN, J. H. & DAVIDSON, D. W , 1977.– Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, **196** : 880-882.

CLENCH, H. K., 1967. - Temporal dissociation and population regulation in certain Hesperine butterflies. *Ecology*, **48** : 1000-1006

DEVARENNE, M., 1981.– Notes à propos d'*Euchloe peshi* Staudinger endémique en Algérie. *Alexanor*, **12** : 21-27.

DI CASTRI, F. & VITALI-DI CASTRI, V., 1981.– Soil fauna of mediterranean climate regions. *In :* DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam : 445-478.

DJEBAILI, S., 1984.– Recherches phytosociologiques et écologiques sur la végétation des Hautes Plaines steppiques et de l'Atlas saharien algérien. Editions O.P.U , Alger

EVANS, E. W., 1992.– Absence of interspecific competition among tall grass prairie grasshoppers during a drought. *Ecology*, **73** . 1038 1044.

GAOUAR, A. & BOUABDELLAH, H., 1980.– Carte bioclimatique de la wilaya de Tlemcen (Algérie). II Journées Biologiques Oran (Algérie), Oran.

GOEDEN, R.D. & TEERINK, J A., 1993.– Phytophagous insect faunas of *Dicoria canescens* and *Iva axillaris*, native relatives of ragweeds, *Ambrosia* spp., in southern California, with analyses of insect associates of Ambrosinae. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **86** : 37-50

GOULD, F. & STINNER, R. E., 1984.– Insects in heterogeneous habitats. *In :* HUFFAKER, C.B. & RABB, R.L. (eds), *Ecological entomology*. Wiley, New York : 427-449.

HESSE, R , ALLEE, W.C. & SCHMIDT, K.P., 1951. *Ecological animal geography*. Wiley, New York.

HUTCHINSON, G. E., 1978 – *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven.

KARAMAOUNA, M., 1990. On the ecology of the soil macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophiko, Peloponnese, Greece). *Bull. Ecol.*, **21** : 33-42.

KHELIL, M. A , 1984.– Bioécologie de la faune aflatoxre dans la région steppique de Tlemcen (Algérie). Thèse de Magister, Institut National Agronomique El Harrach (Algérie).

KHELIL, M. A., 1991 – Biologie des populations de l'entomofaune steppique de la région de Tlemcen (Algérie) . application à deux insectes *Mylabris oleae* et *Mylabris calida* (Coléoptères, Meloidae) Thèse Doctorat d'Etat, Tlemcen (Algérie).

LAWTON, J H , 1984.– Herbivore community organization : general models and specific tests with phytophagous insects *In :* PRICE, P W., SLOBODCHIKOFF, C. N. & GAUD, W. S. (eds), *A new ecology. Novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York : 329-352

LAWTON, J.H. & HASSELL, M.P., 1984.– Interspecific competition in insects. *In :* HUFFAKER, C.B. & RABB, R.L. (eds), *Ecological entomology*. Wiley, New York : 451-495.

LAWTON, J H. & STRONG, D.R., 1981.– Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, **118** : 317-338

LE HOUÉROU, H., 1981. Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. *In :* DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds), *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam : 479-521

LE HOUÉROU, H., 1985.– La régénération des steppes algériennes Rapport Mission, Alger. 42 p

MAGURRAN, A. E., 1988.– *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge University Press, Cambridge

McARTHUR, J. W., 1975 – Environmental fluctuations and species diversity. *In :* CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (eds), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge : 74-80

PERSAT, H. & CHESSEL, D., 1989.– Typologie de distributions en classes de taille : intérêt dans l'étude des populations de poissons et d'invertébrés. *Acta OEcologica, OEcol. Gener.*, **10** : 175-195.

PRICE, P. W., 1983.– Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities *In :* DENNO, R. F. & McCLURE, M. S (eds), *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York : 559-596

RATHCKE, B. J., 1976.– Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology*, **57** : 76-87.

ROOT, R.B., 1973.– Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, **43** : 95-124

SCHOENER, T., 1974.– Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185** : 27-39

SOUTHWOOD, T. R. E., 1978 – *Ecological methods*. Methuen, London

TRABUT, L., 1889.– *L'Haifa d'Algérie*. Jourdan, Alger

APPENDIX

List of the arthropod taxa caught in alfa tufts.
E.A. = El Ancha, E.G. = El Gor. 0 = absent, 1 = rare, 2 = intermediate number, 3 = abundant.
Liste des taxons d'arthropodes capturés dans les touffes d'alfa

GROUP	FAMILY	SPECIES	E.A.	E.G.
ARACHNIDS	Araneidae	*Araneus armida canescens* Simon	3	1
	Atypidae	*Atyphus affinis* Eichwald	2	1
	Eresidae	*Stegodyphus lineatus* Latr.	2	1
	Eusparassidae	*Eusparassus* sp.	2	2
	Lycosidae	n. i.	0	1
	Scorpionidae	*Buthus occitanus* Amor	3	3
MYRIAPODS	Chilopodes	*Scolopendra morfitans* L.	3	3
	Diplopodes	*Spirobolides*	2	0
BLATTOPTERA	Blattellidae	*Phyllodromica* sp.	2	2
	Mantidae	*Empusa pennata* Thumb.	1	2
ISOPTERA	Hodotermitidae	*Hodotermes* sp.	2	2
ORTHOPTERA	Acrididae	*Acrotylus patruelis* Her.	1	1
		Eunapiodes granosus Stal.	2	2
		Euryparyphes quadridentatus Brs	2	1
		Euryparyphes sitifensis Brs	3	3
		Ramburiella hispanica Ramb	3	2
		Schistocerca gregaria Forskal	1	3
		Sphingonotus tricinctus Walk.	1	1
		Thalpomena algeriana Lucas	2	2
		Imethis pulchripennis Serv.	1	1
	Tettigoniidae	*Pycnogaster finoti* Bol.	1	1
THYSANOPTERA	Aeolothripitidae	*Aeolothrips intermedius* Bagn.	3	0
	Phloethripitidae	*Haplothrips tritici* Kur.	3	3
HOMOPTERA	Aphididae	*Acyrthosiphon pisum* Harris	1	2
		Aphis craccivora Koch	1	2
		Aphis grossypii Glover	3	3
		Aploneura lentisci Passerini	3	3
		Brachycaudus cardui L.	2	2
		Brevycoryne brassicae L.	2	1
		Hyadaphis coriandri Das	2	2
		Hyalopterus pruni Geoffi	2	2
		Paracletus cimiformis Heyden	1	1
		Prataphis sp.	1	1
COLEOPTERA	Alleculidae	*Heliotaurus coeruleus* F.	2	3
	Aphodiidae	*Aphodius* sp.	2	1
	Buprestidae	*Acmaeroderella discondea* F	1	1
		Julodis onopordi F.	2	2
	Carabidae	*Paracelia simplex* Dej.	2	3
		Zabrus distincta Lucas	2	2
	Cetoniidae	*Aethiessa floralis* F.	2	3
	Chrysomelidae	*Chrysolina bicolor* Ol.	2	2
	Coccinellidae	*Coccinella septempunctata* L.	2	3
	Geotrupidae	*Geotrupes* sp.	1	1
	Glaphyridae	*Amphicoma bombylius* F.	3	2
	Meloidae	*Meloe majalis* L.	3	3
		Mylabris brevicollis Boh	1	1
		Mylabris calida Pall.	2	3
		Mylabris distincta Chevr	1	1
		Mylabris djebelina Pic	2	2
		Mylabris guerini Chevr.	1	2
		Mylabris oleae Cast	3	3
	Melolonthidae	*Paratriodonta lucasi* Baraud	1	2
	Mordellidae	*Stenalia* sp	3	3

GROUP	FAMILY	SPECIES	E.A.	E.G.
	Rutelidae	*Blitopertha lineata* F.	2	2
	Scarabaeidae	*Bubas* sp.	2	2
		Chironitis sp.	1	2
		Gymnopleurus sp.	1	1
		Onthophagus sp.	2	1
		Scarabeus sacer L.	2	2
		Scarabeus semipunctatus F.	2	2
	Tenebrionidae	*Erodius elegans* Kraatz	1	2
		Pimelia gibba F.	2	1
		Pimelia grandis Reitter	3	3
		Pimelia mauritanica Solier	3	3
HYMENOPTERA	Andrenidae	*Andrena biskrensis* Per.	1	2
		Andrena boyerella Das	1	1
		Andrena fadoma War	2	1
		Andrena flavíceps Erichs	2	2
		Andrena lepida Per.	1	2
		Andrena medenmenensis Per.	1	1
		Andrena nigroaenea Das	1	2
		Andrena prunosa Das	1	2
		Andrena senecionis Per.	1	1
		Andrena vachali Per	1	1
		Panurgus dentipes Per.	1	1
	Anthophoridae	*Amegilla* sp.	1	1
		Anthophora sp.	2	1
		Eucera sp	1	1
		Tetralonia ruficollis Brulle	2	2
	Formicidae	*Camponotus micans* Nyl.	1	2
		Cataglyphis bicolor F.	1	2
		Messor sp	2	1
		Monomorium sp	2	2
	Halictidae	*Halictus* sp.	1	1
		Sphecodes ruficrus Erichs	2	2
	Ichneumonidae	n. i.	0	1
	Megachilidae	*Osmia* sp.	2	2
	Pompilidae	*Aporinellus* sp.	2	2
		Aporus planiceps Latreille	3	2
		Dicyrtomellus sp.	1	1
		Entomobora fuscipennis V.	1	2
		Epsyron sp	1	2
	Scoliidae	*Elis* sp.	1	2
	Sphecidae	*Astata* sp.	1	2
		Dryudella sp.	1	1
		Nysson sp.	1	1
		Podalonia affinis Kirby	2	3
		Podalonia hirsuta Scop.	2	2
		Tachysphex graciltcornis Mercet	2	3
		Tachysphex panzeri Lind	2	2
	Tenthredinidae	*Elinora xanthopus* Spinola	2	1
		Elinora sp.	2	2
NEVROPTERA	Ascalaphidae	*Ascalaphus* sp.	1	1
LEPIDOPTERA	Noctuidae		0	1
	Nymphalidae	*Melitaea didyma occidentalis* Stan.	1	2
	Pieridae	*Euchloe ausonia crameri* Butler	2	2
	Satyridae	*Melanargia lnes* Hoff.	2	1
	Sphingidae	*Hyles lineata livornica* Esper.	2	2
DIPTERA	Agromyzidae	*Liriomyza* sp.	0	2
		Napomyza sp.	1	1
		Phytomyza horticula Goureau	2	1
		Phytomyza rufipes Meigen	2	2
		Phytomyza sp.	2	2
	Asilidae	n. i.	1	0
	Bibionidae	*Dilophus tridentatus* Walker	2	0

GROUP	FAMILY	SPECIES	E.A.	E.G.
	Bombyliidae	*Anastoechus* sp.	1	1
		Empidideicus sp.	1	1
		Geron sp.	1	1
		Usia incisa Wied	2	1
		Usia sp.	1	
	Calliphoridae	*Lucilia* sp	2	1
	Chloropidae	*Chloropisca* sp.	3	2
		Conioscinella sp.	2	2
		Siphonella sp.	1	1
		Thaumathomyia sp.	3	2
	Muscidae	*Musca* sp.	3	2
	Sarcophagidae	*Sarcophaga* sp.	2	2
SYRPHIDAE		*Eryztalomyia tenax* L.	2	2
		Metasyrphus corolae F.	3	2
		Sphaerophoria sp.	2	1
	Tachinidae	*Mintho* sp.	1	1
	Tipulidae	n. i.	1	1

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

LA COMMUNAUTÉ D'ARTHROPODES DES TOUFFES D'ALFA *(Stipa tenacissima)* DANS LES HAUTES PLAINES STEPPIQUES DE TLEMCEN (ALGÉRIE)

Les steppes nord-africaines à alfa (*Stipa tenacissima*) abritent une communauté d'arthropodes dont l'organisation et la composition n'ont jamais fait l'objet d'étude systématique. Or compte tenu de la dégradation rapide des nappes alfatières depuis une vingtaine d'années, la disparition d'espèces animales et la réduction de la biodiversité passeront bientôt totalement inaperçues. Une étude engagée depuis 1981 s'est fixée comme objectifs de dresser la liste la plus exhaustive possible des espèces arthropodiennes capturables dans les touffes d'alfa et de comparer les listes obtenues dans des nappes alfatières dégradées ou protégées du pâturage.

Les observations ont eu lieu dans cinq stations surpâturées de la région des Hautes Plaines de Tlemcen pendant quatre ans, de 1981 à 1984, et dans une réserve, non pâturée depuis 1984, pendant trois ans, de 1987 à 1989. Un relevé hebdomadaire a été pratiqué dans chaque station, de Mars à Juillet. Les arthropodes sont capturés selon deux techniques : directement par filet fauchoir, à la main ou par aspiration, et par pièges fixes (cristallisoirs enterrés, cuvettes jaunes suspendues à diverses hauteurs dans les touffes).

Globalement 132 taxons ont été identifiés ; le nombre d'espèces est sousestimé car certaines n'ont pu être déterminées et correspondent très probablement à de nouvelles espèces. Les taxons de Coléoptères et d'Hyménoptères sont les plus nombreux (resp. 25 et 22). On note également plusieurs taxons d'Orthoptères et d'Homoptères (resp. 10 et 9). Les steppes dégradées ou protégées diffèrent peu par leur diversité spécifique. En revanche des différences marquées apparaissent dans les effectifs d'adultes capturés, nettement supérieurs (en moyenne 60 %) dans la réserve non pâturée ; les Coléoptères y sont plus abondants et les Diptères plus rares.

La communauté arthropodienne présente la même organisation temporelle chaque année, la date d'apparition des premiers adultes et les patrons de succession des principales familles étant identiques. Une analyse factorielle des correspondances intra annuelle montre la spécificité des profils temporels des Thysanoptères et des Méloïdes dont les adultes disparaissent chaque année vers le 10 Juin. Inversement les Acridiens et les Arachnides sont capturés uniformément pendant les quatre mois. Par ailleurs les Alleculidae et les Scarabaeidae (Coléoptères) sont très abondants en mai et juin. Enfin les Syrphes apparaissent beaucoup plus tard que les autres groupes et se maintiennent en abondance jusqu'en juillet.

Les adultes des familles des Mordellidae, des Alleculidae, des Thrips, des Meloïdae et des Formicidae vivent sur les fleurs et les épis. Plusieurs chaînes trophiques sont décrites à l'intérieur des touffes d'alfa ; une liste de prédateurs et de leurs proies, de parasites et de leurs hôtes est dressée.

Les mécanismes responsables de l'organisation de la communauté d'arthropodes sont discutés compte tenu des conditions climatiques particulières de la steppe nord-africaine (températures de l'ordre de 30°C dès Juin, sirocco). Ces particularités expliquent probablement la très forte stabilité annuelle de l'organisation, quelle que soit la qualité de la nappe alfatière. La succession des espèces semble être le facteur principal de structuration de la communauté, la compétition ne devant jouer qu'un rôle mineur d'après nos observations.

Comparée à d'autres communautés des régions tempérées celle inféodée aux touffes d'alfa peut être considérée comme pauvre en espèces et surtout en individus par espèce ; cependant compte tenu des conditions semi-arides elle reste néanmoins diversifiée. Appréciée à la fin des années 80 la régression des nappes alfatières algériennes n'avait pas modifié nettement la biodiversité en espèces arthropoïdiennes mais avait entraîné une réduction marquée des effectifs d'adultes de certains groupes en particulier ceux liés à la floraison de l'alfa. Il est cependant probable que la disparition des nappes ou simplement l'absence de floraison dans celles dégradées, conduiront rapidement à une extinction de certaines espèces d'arthropodes si rien n'est fait pour enrayer la dégradation des steppes.

Ecologie, t. 25 (1) 1994 : 31-38

ÉCOLOGIE D'UN RAVAGEUR FORESTIER *DENDROCTONUS MICANS* (KUG.) (COL. SCOLYTIDAE), L'HYLÉSINE GÉANT DE L'ÉPICÉA
1ERE PARTIE : BIOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE*

Guy LEMPÉRIERE

U.F. Environnement, Université Paris 7, 2 Place Jussieu, 75005 Paris

SUMMARY
(review paper)

ECOLOGY OF THE GREAT EUROPEAN SPRUCE BARK BEETLE, DENDROCTONUS MICANS (KUG.).
The Great European Spruce Bark Beetle, Dendroctonus micans *(Kug.), is a wood boring insect whose main host is the Norway Spruce,* Picea abies. *The reproductive cycle of* D. micans *is closely related to the climatic conditions of the colony site. At any time of the year, all stages of the reproductive cycle can be simultaneously observed. The number of stands infected by* D. micans *has been steadily growing for the last 100 years. At present the insect is well established in the Massif Central. Some colonies have been located both in the Pyrenees and in Normandy. According to some morphological, biological and behavioural characteristics, this species could be related to a K-selection.*

KEY WORDS : *Dendroctonus micans* (Kug.) - Norway Spruce - Biology - Distribution - Behaviour - Selection

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

L'Hylésine Géant de l'Epicéa, Dendroctonus micans *(Kug.) est un Coléoptère Scolytide dont le cycle biologique est étroitement lié aux conditions climatiques des sites qu'il investit. A tout moment de l'année, on trouvera ainsi tous les stades de développement. L'extension des peuplements d'Epicéas colonisés par cet insecte a été très progressive depuis un siècle. On le trouve actuellement bien implanté dans le Massif Central. Quelques sites ont été détectés dans les Pyrenées et en Normandie. L'examen de caractéristiques morphologiques, biologiques et comportementales suggère, pour cette espèce, une sélection de type K.*

MOTS CLÉS : *Dendroctonus micans* (Kug.) - Epicéa - Biologie - Biogéographie - Comportement - Sélection

INTRODUCTION

La première partie du présent travail est consacrée à une synthèse des études sur le sujet à partir de nos propres observations de laboratoire et de terrain, et de données bibliographiques (GRÉGOIRE, 1973, 1988 ; CARLE, 1975 ; GRANET & PERROT, 1977 ; CARLE *et al.*, 1979 ; LEMPÉRIERE, 1979, 1992 ; VOULAND *et al.*, 1984 ; LEMPÉRIERE *et al.*, 1988 ; VOULAND, 1991). Elle réunit, entre autres, un ensemble de données accumulées par nous de 1977 à 1990 sur la biologie et la biogéographie de l'Hylésine Géant de l'Epicéa, jusqu'alors considéré comme un redoutable ravageur d'un milieu particulièrement pauvre du point de vue faunistique et floristique, la pessière (LEMPÉRIERE, 1992).

BIOLOGIE DE L'INSECTE

POSITION SYSTÉMATIQUE

Le genre *Dendroctonus* Erichson est largement représenté en Amérique du Nord, au Mexique et en Amérique centrale, où quatorze espèces colonisent, à divers degrés de gravité, des essences forestières présentant un intérêt économique certain (WOOD S.L., 1963, 1982). Citons parmi ces dernières, les espèces des genres *Pinus*, *Picea* et *Pseudotsuga*, qui subissent périodiquement ou sporadiquement, des dommages de la part de ces insectes. Sur le continent eurasiatique, seules deux espèces sont présentes : *Dendroctonus micans* (Kug.) en Europe, *Dendroctonus armandi* Tsai et Li en Chine (LEMPÉRIERE,

* Manuscrit reçu le 17 février 1993 ; version révisée acceptée pour publication le 2 juin 1994.

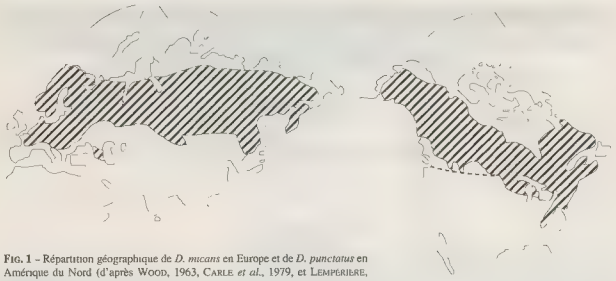


FIG. 1 - Répartition géographique de *D. micans* en Europe et de *D. punctatus* en Amérique du Nord (d'après WOOD, 1963, CARLE *et al.*, 1979, et LEMPÉRIERE, 1979)
Geographical distribution of D. micans *in Europa and* D. punctatus *in North America (after WOOD, 1963, CARLE* et al*., 1979, and LEMPÉRIERE, 1979)*

1992). *Dendroctonus prosorovi* KURENSOV & KONONOV, récolté dans l'aire de répartition de *D. armandi*, semble selon WOOD S.L. (1988) n'être qu'un synonyme de ce dernier. *D. micans*, semble originaire de Sibérie (SCHEDL, 1932). Il a été mentionné par la première fois en 1794 dans la littérature entomologique (JUDEICH & NITSCHE, 1895 ; BRICHET & SEVERIN, 1902), et décrit par (KUGELANN (1794) sous le nom de *Bostrichus micans*. Son homologue américain le plus proche morphologiquement et biologiquement semble être *Dendroctonus punctatus* Leconte (WOOD S L., 1963). *D. micans* est étroitement liée à la distribution du genre *Picea* sur le continent eurasiatique. *D. punctatus* semble occuper la même position sur le continent nord-américain. Ceci a suggéré l'hypothèse que *D. punctatus* pourrait dériver de *D. micans* par différenciation après extension à l'Alaska et aux Grands Lacs par un isthme de Behring ou, inversement, que *D. micans* pourrait dériver de *D. punctatus* après extension en Sibérie. En effet, si l'on examine la répartition géographique des deux Scolytes (FIG. 1), il est plausible d'émettre l'hypothèse d'un passage de la région paléarctique à la région néarctique ou inversement par un isthme de Behring lors des glaciations du Pléistocène (*Lindroth*, 1957).

Une analyse de correspondance portant sur différents critères morphologiques (LEMPÉRIERE, 1992 ; LEMPÉRIERE & CANCELA DA FONSECA, à paraître) a permis de distinguer plusieurs groupes au sein du genre : un groupe formé par des espèces de petite taille : *D. frontalis, D. mexicanus, D. brevicomis ;* un groupe formé par des espèces dont les tailles sont plus importantes : *D. micans, D. punctatus, D. rufipennis, D. pseudotsugae, D. terebrans*.

CYCLE BIOLOGIQUE

Les stades de développement de *D. micans*, ont été décrits et leur durée étudié par différents auteurs (BALACHOWSKY, 1949 ; GÖHRN *et al.*, 1954 ; WOOD S.L., 1963 ; THOMAS, 1965 ; KOBAKHIDZE, 1967 ; ASPIROT, 1975 ; LEMPÉRIERE, 1979, 1992 ; GRÉGOIRE & MERLIN, 1984 ; VOULAND, 1991). L'etude de la durée du cycle biologique et de la succession des générations, réglées par les conditions climatiques locales ou régionales, a permis de constater qu'en quelque période de l'année que l'on soit, il est possible, sur un territoire donné, de rencontrer tous les stades de développement (LEMPÉRIERE *et al.*, 1988 ; VOULAND & SCHVESTER, 1994). La durée du cycle, telle que nous l'avons observée lors de nos études de terrain, varie de 13 mois (Limousin, Pays de Galles) à 36 mois (Margeride, Plateau Ardéchois), soit d'une génération par an à une génération tous les trois ans (LEMPÉRIERE *et al.*, 1988 ; VOULAND & SCHVESTER, 1994) tandis qu'en laboratoire, à 20°C, elle est de 2 à 3 mois (LEMPÉRIERE, 1979). Ces différences influent de manière considérable sur la dynamique des populations de l'insecte et sur son épidémiologie. La température qui affecte les vitesses de développement des différents stades autant que le comporte-

ment (envol…) est vraisemblablement le facteur abiotique le plus important (VOULAND *et al.*, 1984). Parmi les facteurs biotiques affectant ces mêmes phénomènes, deux catégories peuvent être distinguées : a) celle des facteurs biotiques d'origine animale et/ou végétale : les parasites et les prédateurs des différents stades ainsi que les organismes entrant en compétition dans la colonisation du végétal-hôte, et b) celle des facteurs biotiques d'origine végétale, telle la physiologie de l'Epicéa (BEJER-PETERSEN, 1952 ; GØHRN *et al.*, 1954 ; FRANCKE-GROSMANN, 1963 ; GRÉGOIRE, 1973 ; LEMPÉRIERE *et al.*, 1988). Une analyse de correspondance appliquée à différents critères biologiques (nombre de générations par an, type de galerie…) met en évidence des différenciations spécifiques basées sur les plantes-hôtes et le nombre de générations par an (LEMPÉRIERE, 1992). Trois groupes d'insectes peuvent ainsi être séparés :

- Un groupe avec un seul représentant, *D. pseudotsugae*, spécifique du Sapin de Douglas et présentant une seule génération par an ;
- Un groupe formé par *D. frontalis*, *D. mexicanus*, *D. brevicomis*, *D. parallelocolis*, *D. valens* et *D. approximatus* qui présentent une ou plusieurs générations par an ;
- Un groupe constitué par *D. micans*, *D. punctatus*, *D. rufipennis*, *D. ponderosae* et *D. adjunctus*, espèces dont le cycle est complété en plus d'un an.

BIOGÉOGRAPHIE

D. micans est répandu en Europe de l'Est, du Nord et de l'Ouest (voir VOULAND, 1991, et LEMPÉRIERE, 1992). Dans notre pays, l'historique des infestations du Dendroctone est essentiellement lié à la progression des boisements en Epicéas (FIG. 2). On admet classiquement une progression à partir des pessières de l'Est de la France où l'insecte est signalé près de Metz en 1898 (GRANET & PERROT, 1977), puis à Luxeuil en Haute-Saône en 1928 (SCHAEFFER, 1975, *in* CARLE *et al.*, 1979). Déjà DE LA BLANCHERE & ROBERT (1889), dans leur ouvrage sur « *Les ravageurs des forêts et des arbres d'alignement* », puis BARBEY (1913) dans son « *Traité d'Entomologie Forestière* », mentionnent l'insecte comme ravageur potentiel sans toutefois préciser sa répartition. BALACHOWSKY (1949) donne plus d'indications et de références bien que certaines dates manquent. Il signale ainsi les localisations suivantes, antérieures à 1949, repérées par divers entomologistes : Malche, Jura (*Leveille*), Romaray, Doubs (*Saint-Clairedeville*), Gerardmer, Vosges (*Dubuysson*), Retournemer, Vosges (*Puton*), Seynes, Alpes de Haute-Provence (*Pic*), Mont Ventoux, Vaucluse (*Therond*). Au début des années 1950, HUSSON & STAUDER (1954) font référence à la présence de l'insecte dans les pessières d'Alsace, du Jura et des Alpes. *D. micans* n'est indiqué comme « espèce à surveiller » qu'à partir de 1959, date à laquelle CHARARAS (1961) enregistre sa présence en forêt de Saint-Prix, dans le Morvan. Selon les estimations de cet auteur, les premières attaques remonteraient à 1954. Il faut ensuite attendre une quinzaine d'années avant que des dégâts un peu plus sérieux ne soient signalés dans le Sud-Est du Massif Central. L'hypothèse d'un pont d'infestation entre Morvan et Lozère avec des peuplements relais dans les Monts de la Madeleine et du Forez est alors avancée par CARLE *et al.* (1979). La limite méridionale d'extension de l'insecte semble, à cette époque, être une zone comprise entre le Mont Lozère et le Mont Aigoual. Des prospections plus récentes (*Lempérière* et *Bailey*, 1986) révèlent la présence du Dendroctone sur le Plateau de Millevaches. Plus au Nord, on peut noter sa présence à l'arboretum de Chèvreloup, près de Versailles, et dans des peuplements d'Epicéas de Sitka en Normandie. Nos dernières observations, menées de 1988 à 1990 (FIG. 3) nous ont permis de repérer *D. micans* dans les Alpes (Forêts communales de Nancy-sur-Cluses et de POISY), le Jura (Saint-Laurent-en-Grandvaux) et le Morvan (Forêts domaniales de Breuil et de Saint-Prix). Ces dernières observations confirment deux tendances :

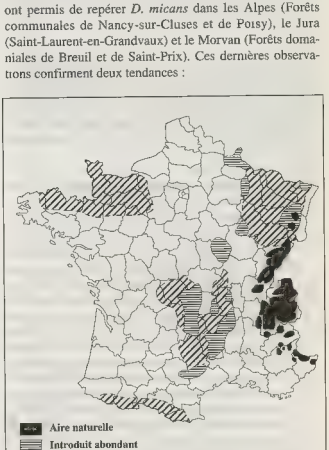


FIG. 2 – Aire de répartition de l'Epicéa en France (d'après JACAMON, 1984)
Distribution of Norway Spruce in France (after JACAMON, *1984).*

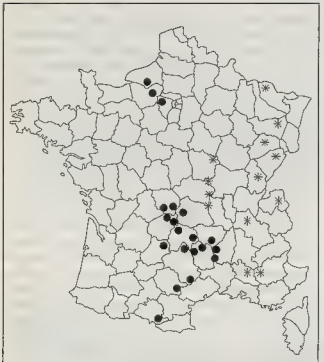


FIG. 3.– Répartition de *D. micans* en France (d'après *Lempérière*, 1992). * Zones endémiques anciennement infestées (avant 1975). ● Zones épidémiques nouvellement infestées (depuis 1975).
Distribution of D. micans *in France (after LEMPÉRIERE, 1992).* * *Old endemic infested areas (before 1975).* ● *Newly infested epidemic areas (since 1975).*

- La présence de populations de Dendroctone à l'état endémique dans la plupart des régions constituant en France l'aire naturelle de répartition de l'Epicéa (FIG. 3). Nous avons en quelque sorte à faire à un « bruit de fond » de ces populations, en l'occurence stables.
- La présence d'épidémies dans des zones où différents facteurs du milieu semblent agir, à savoir :
  1.– zones où l'Epicéa, commun ou Sitka, a été introduit en abondance hors de son aire naturelle de répartition ;
  2.– zones où les facteurs climatiques (sècheresse estivale de « l'été cévenol », par exemple) rendent très précaires les conditions de vie de l'Epicéa ;
  3.– zones où l'insecte est présent actuellement à l'état endémique et où les peuplements d'Epicéas arrivent à une phase critique de leur développement (âge, opérations sylvicoles…) vis-à-vis du Scolyte.

En France, une zone semble encore épargnée : il s'agit de la Bretagne où Epicéas communs et Epicéas de Sitka ont été introduits après la création du Fonds Forestier National. Ici encore, la période critique de colonisation de l'arbre par l'insecte étant atteinte ou en voie de l'être, va se poser le problème de l'expression des populations en termes de stratégie démographique : Irons-nous d'une population endémique difficilement détectable, malgré la multiplication d'observateurs sur le terrain à une phase épidémique, dont la durée et l'intensité seront régies par les facteurs du milieu? La Bretagne connaîtra alors peut-être, la même situation que le Pays de Galles, où l'insecte détecté une douzaine d'années après son arrivée a commis quelques dommages sérieux. D'autre part, l'Epicéa s'acclimatera-t-il aux conditions pyrénéennes, auquel cas, l'insecte n'y développera pas de pullulation et restera, comme dans les Alpes et le Jura, à l'état endémique ?

BIOLOGIE DU COMPORTEMENT

Les différentes phases du processus de colonisation de la plante-hôte par les adultes, chez les espèces nord-américaines du genre *Dendroctonus*, ont été définies par BORDEN (1977) et WOOD D.L.(1982). Ils ont distingué quatre phases successives : la dispersion, la sélection ou détection du végétal-hôte, la concentration ou agrégation et l'installation sur l'hôte.

Cependant, chez *D. micans*, trois de ces phases, la dispersion, la sélection et l'installation concernent l'adulte tandis que la phase d'agrégation n'intéresse que les stades larvaires, cette phase étant donc totalement subcorticale (LEMPÉRIERE, 1992).

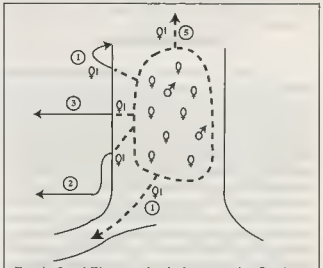


FIG. 4 – Les différents modes de dispersion chez *D. micans* (d'après LEMPÉRIERE, 1979).
1) Contamination par les racines ou « dendroconose ». 2) Emergence et recherche d'un nouvel hôte à la marche. 3) Emergence et recherche d'un nouvel hôte au vol. 4) Emergence et pénétration sur le même arbre. 5) Creusement d'une galérie verticale à partir du système natal et confection d'un nouveau système.
Dispersal pattern of D. micans *(after LEMPÉRIERE, 1979).*
1) Root contamination. 2) Emergence and search for a new plant host by walking. 3) Emergence and search for a new plant host by flight. 4) Emergence and boring of a new gallery on the same plant host. 5) Boring of a vertical gallery from the natal brood and preparing of a new brood.

La dispersion.– La dispersion du Dendroctone se fait après son émergence du système natal, lorsqu'il fore à travers l'écorce un trou de sortie. Cet épisode constitue le début de la phase aérienne de dispersion et il se déroule d'avril à septembre, voire octobre. Nos propres observations de terrain confirment cet étalement de la période d'émergence qui est fonction des conditions climatiques locales et de la position des systèmes de galeries sur l'arbre (Lempériere, 1979). A l'intérieur d'un intervalle de température 13-23°C, les insectes parcourent les troncs à la recherche d'un lieu de ponte. Au-dessus de 23°C, l'insecte peut s'envoler hors de l'arbre. Deux modes de déplacement peuvent donc régir la dispersion : la marche et le vol. Sur le même arbre, plusieurs générations successives, donc de nombreuses attaques successives peuvent avoir lieu. De même, sur certains sujets, certaines femelles creusent leurs galeries de ponte directement dans la paroi de la chambre familiale, sans réellement émerger (Husson & Stauder, 1954) ; d'autres qui ont émergé, nidifient au voisinage de l'ancien système familial. Dans le sol, les racines entremêlées peuvent aussi constituer une voie de dispersion vers les arbres voisins : elle fut dénommée « dendroctonose » par Polontzhentsev & Naumenko (1965). Enfin, le vol à distance permet la colonisation d'arbres ou de peuplements plus éloignés (Vouland *et al.*, 1984). Les insectes émergents sont, dans 95 % des cas, des femelles fécondées (Vasechko, 1976 ; Lempériere, 1979 ; Vouland *et al.*, 1984) ; une seule femelle colonisant un nouveau peuplement peut ainsi créer un site potentiel d'infestation (Fig.4).

La sélection.– Nous évoquerons ici les résultats de travaux précédents au niveau du comportement de l'insecte et du végétal-hôte.

Comportement de l'insecte. Si l'on se réfère à ce qui a été défini par Balachowsky (1949) au sujet de la primarité, on peut considérer *D. micans* comme un insecte primaire, c'est à dire s'attaquant à des arbres en pleine sève. Par contre la sélection par un processus d'essais et d'erreurs (Grégoire, 1984) est sujette à discussion (Lempériere, 1992). Lorsque la résinogénèse est trop forte, l'insecte se trouve parfois noyé ou peut s'échapper du flux de résine et tenter de pénétrer ailleurs sur le même hôte ou sur un nouvel hôte. La déclivité élytrale lisse du Dendroctone lui permet parfois de se débarasser de la résine et de quitter l'arbre impropre à la pénétration (Vasechko, 1976).

Végétal-hôte. Les facteurs régissant le déterminisme des attaques ont été étudiés et mis en évidence par de nombreux auteurs (voir Vouland, 1991, et Lempériere, 1992). Ils concernent le déséquilibre hydrique mesuré par les variations de la pression osmotique du contenu cellulaire dans la zone corticale (Bejer-Petersen, 1952 ; Kraemer, 1953 ; Francke-Grosmann, 1954 ; Chararas, 1960 ; Schimitshek & Wienke, 1963). Les déséquilibres physiologiques dûs à la conjugaison d'une température élevée et d'une déperdition excessive en eau seraient à l'origine d'une importante volatilisation de substances terpéniques attractives (Bejer-Petersen, 1952 ; Kraemer, 1953 ; Francke-Grosmann, 1954 ; Lempériere, 1992). Les conditions édaphiques stationnelles ont une incidence sur les attaques de l'insecte (Bejer-Petersen, 1952 ; Hansen, 1957 ; Husson & Stauder, 1954 ; Francke-Grosmann, 1963 ; Stark, 1965 ; Bejer, 1984 ; Benz, 1984 ; Grupma, 1984). L'existence de blessures de l'écorce et du tronc dues à diverses causes (bris de neige, gibier) facilite l'installation du Dendroctone (Husson & Stauder, 1954 ; Brown & Bevan, 1966 ; Lempériere, 1992). La présence de parasites cryptogamiques tels que *Heterobasidium annosum* (Fr.) Bref., *Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Kumm, *Nectria cucurbitula* (Tode) Fr. et *Dasiscypha resinaria* (Cke. et Fill.) Chon accentueraient la sensibilité de l'Epicéa vis-à-vis du Scolyte (Elton, 1950 ; Bejer-Petersen, 1952 ; Kangas, 1952 ; Gøhrn *et al.*, 1954 ; Francke-Grosmann, 1950, 1963 ; Kobazhidze, 1967 ; Grégoire, 1973 ; Maslov & Nizharadze, 1973). L'âge des peuplements forestiers susceptibles d'être colonisés varie très largement (Voute, 1947 ; Kangas, 1952 ; Gøhrn *et al.*, 1954 ; Granet & Perrot, 1977 ; Brulé, 1982 ; Lempériere *et al.*, 1988). En France, des études menées dans le Sud-Est du Massif Central (Granet & Perrot, 1977) permettent de préciser que l'intervalle d'âge 55-70 ans constitue une période critique pendant laquelle certains peuplements peuvent être le siège de « pullulations » du Dendroctone. Plus récemment, une enquête menée en Limousin (Lempériere *et al.*, 1988) met en évidence des attaques sur des arbres dont l'âge varie entre 18 et 60 ans. Cette différence majeure est à rapprocher de la forte productivité de l'Epicéa en Limousin, qui rend l'arbre susceptible d'être colonisé de manière plus précoce (épaisseur du liber suffisante pour l'installation de l'insecte). Aucune règle générale concernant l'influence de la densité des peuplements sur l'infiltration de l'insecte n'apparaît clairement. Il semble exister un effet néfaste d'éclaircies trop brutales et la formation de trouées (chablis, opérations sanitaires) peut parfois accélérer le processus de généralisation de l'infestation. Le mélange d'essences, Sapin-Epicéa par exemple, peut localement s'accompagner d'une diminution du nombre d'arbres colonisés (Francke-Grosmann, 1954 ; Granet & Perrot, 1977). La distribution verticale des attaques montre, dans certains cas au moins (Lempériere *et al.*, 1988), une répartition quasi uniforme sur toute la hauteur des arbres, depuis la base jusqu'à la couronne (Rühm, 1958 ; Francke-Grosmann, 1954 ; Polontzhentsev & Naumenko 1965 ; Grégoire, 1973, 1984 ; Lempériere, 1992).

L'installation sur l'hôte • Cette phase constitue le processus de colonisation *stricto sensu*. Elle commence au moment du forage de l'écorce par l'insecte. Ce forage provoque parfois chez le végétal-hôte une réaction de résistance se traduisant par une exsudation de résine importante qui peut engluer l'insecte ou le rejeter (LEMPERIERE, 1992). On parlera alors d'attaque avortée. Lorsque l'insecte réussit à vaincre les mécanismes de résistance de l'arbre, dont le taux en lignine (WAINHOUSE *et al.*, 1990), il fore l'écorce jusqu'au liber puis y creuse une galerie transversale, suivi d'un élargissement qui constituera la galerie maternelle ou poche de ponte qu'il operculera avec des déchets de creusement. Les premiers déchets obtenus lors du forage de la galerie sont souvent rejetés vers l'extérieur et forment, lorsqu'ils sont agglomérés avec de la résine, des cônes ou « pralines » de résine très visibles sur le tronc et attestant de la présence de l'insecte sous l'écorce. La couleur et la texture de ces « pralines » permettent de vérifier la réussite ou non de l'installation du Scolyte sur l'hôte et de dater cette installation en séparant les attaques anciennes et les attaques récentes. Ces critères sont utilisés dans les échantillonnages en vue d'études de dynamique des populations (LEMPÉRIERE & CANCELA DA FONSECA, à paraître). Après avoir creusé sa galerie de pénétration sur 5 à 7 cm, la femelle fécondée élargit celle-ci et dépose ses oeufs en tas le long de la paroi (LEMPÉRIERE, 1979 ; KING & FIELDING, 1989). Le nombre d'œufs est très variable, de 10 à 190 avec une ponte record de 283 oeufs signalée au Danemark par GØHRN *et al.* (1954 ; FRANCKE-GROSMANN, 1954 ; ASPIROT, 1975 ; LEMPÉRIERE, 1979, 1992 ; GRÉGOIRE & MERLIN, 1984 ; LEMPÉRIERE & BAILEY, 1986 ; *Grégoire*, 1988 ; KING & FIELDING, 1989 ; VOULAND, 1991 ; VOULAND & SCHVESTER, 1994). Les œufs éclosent entre 10 et 22 jours après la ponte selon les conditions climatiques.

L'agrégation.– Les larves néonates présentent un comportement grégaire et la prise de nourriture se fait en rongeant le liber sain formant un front de taille et agrandissant ainsi progressivement la chambre de ponte (LEMPÉRIERE & BAILEY, 1986 ; LEMPÉRIERE, 1979, 1992 ; KING & FIELDING, 1989). Ce grégarisme larvaire se poursuit jusqu'au cinquième et dernier stade. La galerie formée par la colonie atteint alors plusieurs dizaines de centimètres de long sur vingt à quarante centimètres de large et est encombrée de déchets de vermoulure ou « frass ». Des systèmes larvaires voisins issus de pontes différentes peuvent parfois s'anastomoser et arrivent à cerner un tronc. A la fin du cinquième stade, les larves abandonnent leur comportement grégaire et s'isolent dans des logettes qu'elles confectionnent à l'aide de déchets et de particules qu'elles prélèvent sur l'aubier. La nymphose a lieu dans ces berceaux répartis sur toute la surface du système larvaire, et sa durée varie en fonction des conditions climatiques. Les insectes bloqués à ce stade à l'automne peuvent hiverner à l'état de nymphe jusqu'au printemps suivant. La nymphe mature se transforme en adulte de couleur brun-clair dans la logette de nymphose. L'adulte ne quitte celle-ci que lorsque sa cuticule est durcie et que le processus de mélanisation a démarré. La pigmentation définitive donnant à l'insecte sa couleur brun-foncé est acquise après que des morsures de maturation aient été pratiquées dans le liber sain du système natal. L'adulte fore ensuite une galerie d'émergence s'achevant par un trou circulaire dans l'écorce. Le Dendroctone peut hiverner sous l écorce à tous les stades de son développement. Son activité est alors très ralentie, mais nous n'avons observé aucun phénomène de diapause. Ce développement s'accélère dès que les températures deviennent plus clémentes.

CONCLUSION

Dendroctonus micans appartient, au sein du genre *Dendroctonus*, à un groupe d'espèces présentant des caractéristiques morphologiques (grande taille), biologiques (longueur du cycle supérieure à un an) et comportementales (populations de tailles assez constantes dans le temps) répondant à une sélection de type K. Les caractéristiques démographiques des populations du Dendroctone seront examinées dans une seconde partie afin de confirmer si nous avons bien affaire à ce type de sélection.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier tout particulièrement M. J.P. CANCELA DA FONSECA, Directeur de Recherches au C.N.R.S., pour ses critiques et commentaires du manuscrit

BIBLIOGRAPHIE

ASPIROT, J., 1975.– *Participation aux recherches sur les ravageurs Scolytides de l'Epicéa. Contribution à l'étude de laboratoire de Dendroctonus micans* Kug. *(Col. Scolytidae)* Rapport de stage, DEA d'Ecologie animale, Université de Bordeaux I : 48 p

BALACHOWSKY, A.S., 1949.– *Coléoptères Scolytides*. Faune de France, 50. Lechevalier, Paris : 320 p

BARBEY, A., 1913.– *Traité d'entomologie forestière*. Berger-Levrault, Paris : 624 p.

BEJER, B., 1984.– *Dendroctonus micans* in Denmark. *In* : GREGOIRE, J.C. & PASTEELS, J.M. (eds.), *Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*. EEC and ULB, Brussels : 2 19

BEJER-PETERSEN, B., 1952. - *Hylesinus micans*, artens udbredelse og en oversigt over dens optraeden i Danmark. [*Hylesinus micans*, distribution de l'espèce et vue d'ensemble sur sa pullulation au Danemark]. (En danois). *Dansk Skovf. Tidskr.*, 37 : 299-322.

BENZ, G , 1984.– *Dendroctonus micans* in Turkey : The situation today. *In* : GREGOIRE, J C. & PASTEELS, J.M. (eds.), *Biological Control of Bark Beetles (Dendroctonus micans)*. EEC and ULB, Brussels · 43-47

BORDEN, J.H., 1977.– Behavioral responses of Coleoptera to pheromones, allomones, and kairomones. *In* : SHOREY, H.H. &

McKELVEY, Jr., J.J. (eds.), *Chemical Control of Insect Behavior : Theory and Application*. Wiley, New York : 169-198

BRICHET, O. & SEVERIN, G., 1902.– Le *Dendroctonus micans* (Kugelann) en Belgique. *Bull. Soc. centr. for. Belg.*, 9 : 72-81.

BROWN, J.M. & BEVAN, D., 1966.– The great spruce bark beatle *Dendroctonus micans* in North West Europe. *For. Comm. Bull.*, 38 : 1-41

BRULE, Y., 1982.– *Participation à un projet de surveillance phytosanitaire et de lutte biologique dans les pessières d'Ardèche et de Lozère.* Rapport de stage, BTSA Production forestière, Poisy . 75 p

CARLE, P., 1975.– *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae), l'Hylésine géant ou Dendroctone de l'Epicéa. *Rev. For. Fr.*, 27 : 115 128

CARLE, P., GRANET, A.M. & PERROT, J.P., 1979 – Contribution à l'étude de la dispersion et de l'agressivité chez *Dendroctonus micans* Kug. (*Col. Scolytidae*) en France. *Bull. Soc. ent. Suisse*, 52 : 185-196

CHARARAS, C., 1960. - Variations de la pression osmotique de *Picea excelsa* à la suite des attaques de *Dendroctonus micans* Kug (*Coleoptera, Scolytidae*). *C.R. Acad. Sci*, 251 : 1917-1919.

CHARARAS, C., 1961.– Les Scolytides de l'Epicéa dans la forêt domaniale de St Prix (Morvan) et mesures de protection des peuplements. *Rev. Pathol. vég. Ent agric. Fr.*, 40 . 40-129.

De La BLANCHERE, H. & ROBERT, E., 1889 – *Les ravageurs des forêts et des arbres d'alignement*. 6è édition. J. Rothschild, Paris : 398 p.

ELTON, E.T.G., 1950. *Dendroctonus micans* Kugel., a pest of Stika Spruce in the Netherlands. *Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm* : 773-779.

FRANCKE-GROSMANN, H., 1950.– Die Gefahrdung der Sitkafichte durch Rotfaule (*Fomes annosus* Fr.) und Riesenbastkafer (*Dendrocus micans* Kug.) in Aufforstungsrevierem Schleswig Holstem *Proc. 8th Int. Congr. Ent., Stockholm* : 759-764.

FRANCKE-GROSMANN, H., 1954.– Populationsdynamische Faktoren bei der Massenvermehrung des *Dendroctonus micans* Kug. an der Sitkafichte in Schleswig-Holstein. *Verh dtsch. Ges. angew. Ent.* 1954 : 108-117.

FRANCKE-GROSMANN, H., 1963 Some new aspects in forest entomology. *Ann. Rev. Ent.*, 8 : 415-438.

GØHRN, V., HENRIKSEN, H.A. & BEJER PETERSEN, B , 1954.– Iagttagelsr over *Hylesimus* (*Dendroctonus*) *micans*. [Observations sur *Hylesimus* (*Dendroctonnus*) *micans*]. (En danois). *Forstl. Forsogsv. Dan.*, 21 : 383-433.

GRANET, A.M. & PERROT, J.P., 1977.– *Dendroctonus micans Kug. dans le sud-est du Massif Central. Aire d'extension et premier essai d'interpretation des dommages*. Mémoire de 3e année, Ecole Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson : 125 p

GREGOIRE, J.C., 1973.– *Le Dendroctonus micans Kug. en Belgique et dans la forêt de Chamly (Luxembourg belge)* Travail de fin d'études, Faculté des Sciences Agronomiques, Gembloux : 109 p

GREGOIRE, J.C., 1984. - *Dendroctonus micans* in Belgium : The situation today. *In* : GREGOIRE, J.C. & PASTEELS, J.M. (eds.). *Biological Control of Bark Beetles* (*Dendroctonus micans*). EEC and ULB, Brussels : 48-62

GREGOIRE, J.C., 1988.– The greater European spruce beetle. *In* : BERRYMAN, A.A. (ed.), *Dynamics of forest insect populations . Patterns, causes, implications*. Plenum, New York : 455-478.

GREGOIRE, J.C. & MERLIN, J., 1984.– *Dendroctonus micans* : The evolution of a brood system. *In* : GREGOIRE, J.C. & PASTEELS, J.M. (eds.), *Biological Control of Bark Beetles* (*Dendroctonus micans*). EEC and ULB, Brussels : 80-86.

GRIJPMA, P., 1984.– *Dendroctonus micans* (Kug.) in the Netherlands : The situation today. *In* : GREGOIRE, J.C. & PASTEELS, J.M. (eds.), *Biological Control of Bark Beetles* (*Dendroctonus micans*). EEC and ULB, Brussels : 35-42.

HANSEN, J.E., 1957. - Zu kann der Riesenbastkäfer *Dendroctonus micans* Kug in Schleswig-Holsteinerfolgreich bekämpf werden? *Forst Holzw.*, 12 : 167-168.

HUSSON, R. & STAUDER, F., 1954.– A propos du *Dendroctonus micans* Kug. (*Col. Scolytidae*) *Rev. For. Fr.*, 6 : 355-358.

JACAMON, M., 1984.– *Guide de Dendrologie. Tome 1 : Les Conifères.* 2e éd. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts, Nancy : 88 p

JUDEICH, J.F. & NITSCHE, H., 1895.– *Lehrbuch der mitteleuropatschen Forstinsektenkunde*. E. Holzel, Wien : 1421 p.

KANGAS, E., 1952.– Über die Brutstättenwahl von *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae) auf Fichten. *Ann. Ent. Fenn.*, 18 : 154-170

KING, J. & FIELDING, N.J., 1989 – *Dendroctonus micans* in Britain - Its biology and control. *For. Comm. Bull.*, 85 : 1-11.

KOBAKHIDZE, D.N , 1967.– Der Riesenbastkäfer (*Dendroctonus micans* Kugel.) in Georgien (UdSSR). *Anz. Schädlingsk.*, 40 : 65-68

KRAEMER, G.D , 1953.– Die kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefall an Fichte. *Z. angew. Ent.*, 34 : 463-512

KUGELANN, J.G., 1794.– *N. Mag. Lieb. Ent. [Schneider's]*, 5 . 523. (In : SHERBORN, C.D.,1902, *Index animalium. Sectio prima. 1758-1800*. Cambridge University Press, London : 612).

LEMPERIERE, G., 1979.– *Contribution à l'étude biologique et biochimique du comportement et de l'attractivité de Dendroctonus micans Kug. (Coleoptera : Scolytidae), ravageur de l'Epicéa* Thèse de 3è Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI : 104 p

LEMPERIERE, G., 1992.– *Ecologie d'un ravageur forestier, Dendroctonus micans Kug. (Col. Scolytidae), l'Hylésine géant de l'Epicéa*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université Paris 7 : 205 p

LEMPERIERE, G. & BAILEY, D., 1986.– Observations sur les infestations du Dendroctone de l'Epicéa en Limousin. *Forêts de France*, n° 290 : 18-22.

LEMPERIERE, G., BOUCHY, J.M , BOURDIN, P., FRANJUS, N., CARRERE, L. & BAILEY, D., 1988.– Infestation des peuplements de *Picea* par *Dendroctonus micans* Kug. (*Coleoptera : Scolytidae*) en Limousin (France) et essais de lutte biologique avec le prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera : Rhizophagidae) *Naturaliste can. (Rev. Ecol Syst.)*, 115 : 235-243.

LINDROTH, C.H , 1957 – *The faunal connexions between Europe and North-America* Almqust & Wiksells, Stockholm, and Wiley, New York : 344 p.

MASLOV, A.D. & NIZHARADZE, D.A , 1973.– [Reasons for the spread of *Dendroctonus micans* in stands of *Picea orientalis*] (In Russian). *Lessn. Zh.*, 16 : 33-35

POLONTZHENTSEV, P.A. & NAUMENKO, A.T., 1965.– [The reproduction of the European spruce bark beetle on fir tree roots]. (In Russian). *Vestn. Sel'skokhoz Nauki Moska*, 10 : 67-70.

RÜHM, W., 1958.– Zur mechanisch-chemischen und ökologischen Bekämpfung des Riesenbastkafers (*Dendroctonus micans* Kug.). *Z. angew. Ent.*, 43 : 286-325

SCHEDL, K.E., 1932.–*Scolytidae* und *Platypodidae*. *In* : WINKLER, A., *Catalogus Coleopterorum Regionis Palaearcticae*. Selbstverlag, Wien, Nr. 8230-8805

SCHIMITSCHEK, E. & WIENKE, E., 1963. Untersuchungen über die Befallbereitschaft von Baumarten für Sekündärschadlinge. I. *Z. angew. Ent.*, 51 : 219-257.

STARK, R.W., 1965.– Recent trends in forest entomology. *Ann. Rev. Ent.*, 10 : 303-324.

THOMAS, J.B., 1965.– The immature stages of *Scolytidae* : The Genus *Dendroctonus* Erichson *Can. Ent.*, 97 : 374-400.

VASECHKO, G.I., 1976.– Host selection and colonization by some spruce bark beetles. *Symp. Biol. Hung.*, 16 : 287-290

VOULAND, G., 1991 – *Le Dendroctone de l'Epicéa : Dendroctonus micans* Kug. *(Col. Scolytidae) dans le Massif Central.* Thèse d'Etudes Doctorales, Université d'Aix-Marseille III, Marseille : 117 p.

VOULAND, G., GIRAUD, M. & SCHVESTER, D., 1984.– La période ténérale et l'envol chez *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera Scolytidae). *In* : GREGOIRE, J.C. & PASTEELS, J.M. (eds.), *Biological Control of Bark Beetles* (*Dendroctonus micans*). EEC and ULB, Brussels : 68-79

VOULAND, G. & SCHVESTER, D., 1994.– Bionomie et développement de *Dendroctonus micans* Kug. (Col. *Scolytidae*) dans le Massif Central *Ann. Sci. forest.* (Sous presse)

VOÛTE, A.D., 1947 – Het op treden van den sparrenbastkever (*Dendroctonus micans*) in ons land en den mogelijkheid tot het voorkomen van de plaag. [Apparition dans notre pays du Cléoptère de l'écorce (*Dendroctus micans*) et moyens de lutte préventive] (En hollandais). *Ned. Boschb Tijdschr.*, 19 : 85-87.

WAINHOUSE, D., CROSS, D.J. & HOWELL, R.S., 1990.- The role of lignin as a defense against the spruce bark beetle *Dendroctonus micans* : Effect on larvae and adults. *Oecologia*, 85 : 257-265

WOOD, D.L., 1982.– The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Ann. Rev. Ent.*, 27 : 411-446

WOOD, S.L., 1963.– A revision of the bark-beetles genus *Dendroctonus* Erichson (*Coleoptera : Scolytidae*). *Great Basin Natur.*, 23 : 1-117.

WOOD, S.L., 1982.– The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera : Scolytidae), a taxonomic monograph *Great Basin Natur. Mem.*, 6 : 1-1359.

WOOD, S.L., 1988.– Nomenclatural changes and new species of *Scolytidae* (*Coleoptera*). *Great Basin Natur.*, 48 : 31-38.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Great European Spruce Bark Beetle, *Dendroctonus micans* (Kug.) (Coleoptera, Scolytidae) is a wood boring insect whose main host is the Norway Spruce, *Picea abies* The bark beetle genus *Dendroctonus* is widely distributed throughout North America, with 14 species, and Eurasia, with two palaeoarctic species, *D. micans* and *D. armandi*, all of them infesting coniferous trees

According to morphological characters (size, features of the pronotum and elytra...) *Dendroctonus* species can be clearly separated into two groups : *D. frontalis, D. mexicanus,* and *D. brevicomis* grouped together because of their small size, while the body size of *D. micans, D. punctatus, D rufipennis, D. pseudotsugae* and *D. terebrans* is bigger.

D. micans life cycle is remarkably adapted to a wide variety of climatic conditions and any stage of the insect may be found throughout the year The duration of its life cycle vary greatly. Our observations show a short cycle in the Limousin (13 months) with almost one generation per year, and a slower life cycle in the Margeride (23 up to 36 months) with one generation every 2 to 3 years.

Biological characters including the host-plant, the life cycle, the pattern of eggs deposition and the type of larval galleries were used to distinguish the different species. *D. pseudotsugae* is specialized in colonizing Douglas Fir and has one generation per year. *D. frontalis, D. mexicanus, D. brevicomis, D. parallelocolis, D. valens* and *D. approximatus* are grouped together with one or more than one generation per year. *D. micans, D. punctatus, D. rufipennis, D. ponderosae* and *D. adjunctus* complete their life cycle in more than one year

In Europe, the distribution of the insect would appear to be related to the distribution of the spruce, with outbreaks occuring in areas where it has been artificially introduced In France, the number of stands infested by *D. micans* has been growing slowly for the last 100 years and the insect is established in the Massif Central, the Limousin, the Pyrenees and in Normandy

The dispersal, the host selection and the colonization of trees by *D. micans* are still not well understood. Adults normally disperse by walking or flight only when temperature reaches 23°C. Emerging insects are in a large majority fertilized females that do not need to locate a mate after emergence. The health and vigour of stands are the most important factors influencing the population dynamics of the insect. Bad and neglected sites with wounded and forked trees are highly susceptible. No aggregation behaviour has been observed in the adult insect Once the female has entered the bark, she constructs an egg-chamber and deposits the eggs in groups. The number of eggs deposited may vary between 10 and 190. *D. micans* larvae feed collectively and aggregate within the bark until the last fifth instar larvae. Pupation takes place in individual excavations amongst the larval frass. The young callow adults gradually darken and they can remain under the bark for long periods or overwinter there.

D. micans presents a number of morphological characters (large size), biological features (life cycle longer than one year) and behavioural patterns (stable populations) that might be considered as factors of a K-type selection.

Ecologie, t. 25 (1) 1994 : 39-44

POINT D'ABAISSEMENT CRYOSCOPIQUE DES ŒUFS D'ORTHOPTÈRES : RELATION AVEC L'ALTITUDE

Alain GUÉGUEN[1] & Guy VANNIER[2]

[1] *Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, URA 1853 CNRS Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France.*

[2] *Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, Avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France*

SUMMARY
(original scientific paper)

SUPERCOOLING POINT OF GRASSHOPPERS EGGS : RELATION WITH ALTITUDE

The distribution of Orthoptera along altitudinal gradient displays a zonation of species that is little more a continuum of overlapping ranges. By using quantitative datas along altitudinal transects during a previous survey, we are able to recognize some knots emphasizing zonation species. Little is known of the ecological factors responsible for zonation, but temperature variables are, for these ectotherms, probably the most significant climatic variables related to altitude.

We tested the potential cold hardness of eggs in measuring their supercooling point in two mountains species . Aeropedellus variegatus *and* Stauroderus scalaris. *The first one is a scarce grasshopper which is the highest resident in French Alps. It is established up 2500 m. The second species occurs at mid-altitude (1700 m-1800 m) in South Alps. We also tested a non-diapausing species which never survives in altitude :* Schistocerca gregaria.

Eggs of Aeropedellus variegatus *had the lowest supercooling point with a mean value of (-27.9°C ± SE 0.3). The highest SCP was found in* Schistocerca gregaria, *the non-diapausing species (-4.7°C ± SE 0.1) Eggs of the mid-altitude species,* Stauroderus scalaris *had an intermediate mean value of -24.2°C ± SE 0.1, very highly different from the highland species* $F_{1,53} = 164.7$; P*** < 0.001).

These preliminary tests improve relationships with gradually response in cold hardiness grasshopper eggs and species zonation along altitudinal gradient. We may support hypothesis that temperature in the egg environment is a selective factor in habitat selection So, a low supercooling point in grasshopper eggs population may contribute to endure extreme winter temperatures sometimes encountered in adverse habitats. It can explain why the distribution of some species is restricted to small areas in highlands.

KEY WORDS : Eggs - Supercooling point - Altitudinal gradient - Cold hardiness - Grasshoppers.

RÉSUMÉ
(travail original)

En étudiant dans les massifs montagneux la distribution des Orthoptères, certains auteurs ont décrit le long de gradients altitudinaux la zonation plus ou moins continue de ces insectes. Les facteurs écologiques établissant cette distribution zonée sont peu connus, mais la température est probablement la variable climatique la plus significative en relation avec l'altitude. Nous avons testé la résistance potentielle des œufs d'Orthoptères en mesurant leur point d'abaissement cryoscopique (PAC) chez des espèces, l'une de haute altitude, Aeropedellus variegatus, *de moyenne montagne,* Stauroderus scalaris, *et l'autre chez une espèce non-diapausante et ne pouvant survivre en altitude,* Schistocerca gregaria.

Le PAC le plus bas est atteint par les œufs d' A. variegatus *(-27,9°C ± SE 0,3), viennent ensuite les œufs de* S. scalaris *(-24,2°C ± SE 0,1) (différence hautement significative :* $F_{1,53} = 164,7$; P*** < 0,001) *Le point de surfusion des œufs de* S. gregaria *est beaucoup plus élevé et se situe à quelques degrés seulement au-dessous de 0°C (4,7°C ± SE 0,1). Il se distingue très nettement des deux autres valeurs. Ces expériences préliminaires confirment ainsi l'existence, par la mesure du point d'abaissement cryoscopique, d'un gradient des potentialités de résistance au froid des œufs d'Orthoptères en corrélation avec la zonation des espèces selon l'altitude.*

MOTS CLÉS : Œufs - Point d'abaissement cryoscopique - Gradient altitudinal - Résistance au froid - Acridiens.

* Manuscrit reçu le 8 juin 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 6 juillet 1994.

INTRODUCTION

Dans les régions montagneuses, de nombreux organismes suivent une répartition en fonction de l'altitude, comparable à celle qu'ils ont selon la latitude. Ce phénomène est bien connu chez les plantes mais également chez quelques insectes. C'est ainsi que de nombreux éléments de la faune des Orthoptères de haute montagne, d'origine boréo-alpine, se rencontrent plus au Nord, en plaine (DREUX, 1962). Il est vraisemblable que les espèces actuellement cantonnées dans les massifs élevés ont trouvé, en haute altitude, un refuge lors des derniers retraits des glaciers (ALEXANDER & HILLIARD, 1969). En plaine, SAMWAYS (1990) a montré que de petites collines agissent également comme des refuges dans un environnement mésoclimatique défavorable.

En étudiant la distribution des Orthoptères dans des massifs montagneux, de nombreux auteurs (DREUX, 1962 ; ALEXANDER & HILLIARD, 1969 ; DEARN, 1977 ; CLARIDGE & SINGHRAO, 1978 ; GUÉGUEN, 1989) ont décrit le long de gradients altitudinaux la zonation plus ou moins continue de ces insectes. Le recouvrement de la répartition des espèces le long des transects est important et entraîne en fait la constitution d'un continuum. Nous avons montré par une étude densitaire (GUÉGUEN , 1989) que l'on pouvait distinguer dans cette répartition, des noyaux à densité élevée, véritables marqueurs de la zonation. Les facteurs écologiques établissant cette distribution zonée sont peu connus, mais la température est probablement la variable climatique la plus significative en relation avec l'altitude. En effet la température moyenne diminue environ de 1°C lorsqu'on s'élève de 160 m en altitude ou que l'on se déplace de 100 à 150 km vers le Nord en latitude (DOBSON *et al., in* DENNIS & SHREEVE, 1991). Ainsi à une latitude donnée, il s'établit un gradient de température entre les zones basses et les zones d'altitude. Les fortes contraintes thermiques subies par les Orthoptères des massifs montagneux pendant la période hivernale, sont-elles déterminantes dans l'établissement de cette zonation altitudinale ?

Parmi les insectes qui hibernent dans les régions de haute montagne ou à climat rigoureux et qui doivent résister à des températures basses pendant de longues périodes, seulement quelques espèces supportent sans risque la prise en glace de leur hémolymphe et de leurs tissus et reprennent leur activité après décongélation (*freeze tolerance*, selon LEATHER *et al.*, 1993). En effet la plupart d'entre eux sont sensibles à la présence de cristaux de glace dans leur corps et ne peuvent survivre à cette situation. Pour éviter les dommages irréparables dus à la congélation de leur corps, ils doivent maintenir leur milieu intérieur en état de surfusion (*freeze avoidance*, selon LEATHER *et al.*, 1993). La surfusion est le phénomène grâce auquel l'eau et les solutions aqueuses se maintiennent à l'état liquide en dessous de leur point de fusion. Le point d'abaissement cryoscopique (PAC) correspond à la température à laquelle un liquide en surfusion se prend en glace. Sa mesure constitue la méthode la plus objective pour connaître la limite thermique la plus basse à laquelle le milieu intérieur peut encore résister à l'état liquide (VANNIER, 1986). Elle correspond à une température critique qui ne s'est pas encore manifestée : c'est le facteur léthal latent (VANNIER, 1994) La régulation du point de surfusion est d'une importance fondamentale dans la résistance au froid des insectes (LEE Jr., 1991).

Dans les Alpes, les Acrididae ont une seule génération par an et passent les 9 mois de la mauvaise saison, de octobre à juin, à l'état d'œufs pondus à quelques centimètres dans le sol. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de tester leur résistance potentielle au froid en mesurant le point d'abaissement cryoscopique des œufs de deux espèces montagnardes : *Aeropedellus variegatus* (FISCHER-WALDHEIM) et *Stauroderus scalaris* (FISCHER-WALDHEIM), et de comparer ces valeurs à celles d'une espèce non-diapausante : *Schistocerca gregaria* (Forskål). *A. variegatus* est étroitement inféodée aux régions les plus élevées dans les Alpes françaises : elle n'a jamais été trouvée au-dessous de 2500 m. Cette espèce, d'une grande rareté dans l'arc alpin, n'a été rencontrée que dans une ou deux stations en France : il s'agirait selon DREUX (1962), de l'espèce française la plus étroitement assujettie aux régions les plus élevées des montagnes. *S. scalaris* est une espèce de moyenne montagne. Dans les Alpes du sud le noyau de densité élevée se situe entre 1700 m et 1800 m (GUÉGUEN, 1989). Enfin, *S. gregaria* est une espèce tropicale dont le développement des œufs, à l'opposé des deux espèces précédentes, ne subit pas de diapause hivernale.

Le choix des œufs se justifie par la longueur de la période d'exposition au froid subi par ce stade pendant la mauvaise saison et par le fait qu'ils ne peuvent pas se soustraire à ces conditions en se déplaçant. De plus, CHAUVIN *et al.*, (1991) ont montré qu'il était facile de mesurer le point de surfusion sur les œufs car ils sont dépourvus d'initiateurs de cristaux ou d'agents nucléants. On sait en effet (SALT, 1961 ; CHAUVIN & VANNIER, 1989) que la présence de particules dans le tube digestif des larves ou des adultes conduit à la formation de cristaux de glace et entraîne des variations du point de surfusion.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Une quinzaine d'individus adultes mâles et femelles d'*Aeropedellus variegatus* ont été capturés à 2600 m près du col de la Cayolle au nord du département des Alpes-Maritimes dans le Parc National du Mercantour. Mises en élevage dans des cages à proximité du lieu de prélèvement (1800 m), les femelles ont déposé leurs oothèques dans des pondoirs remplis de sable fin. Des *Stauroderus scala-*

ris ont été prélevés en nombre équivalent dans une station située plus bas en altitude (1800 m) et placés comme précédemment dans des cages afin de recueillir les pontes des femelles.

Les œufs de *Schistocerca gregaria* proviennent de l'élevage du collège de La Motte-Brûlon de Rennes.

Les oothèques des espèces montagnardes sont maintenues pendant un mois à la température du laboratoire (= 20°C) jusqu'à ce que les embryons atteignent le stade de leur diapause.

Le protocole de mesure du point d'abaissement cryoscopique a été décrit par VERNON & VANNIER (1987). La chambre de mesure est refroidie par un serpentin dans lequel circule le liquide cryogénique provenant d'un cryostat dont la température peut descendre en dessous de -50°C. La vitesse de refroidissement (1°C/mn) est pilotée par un équipement électronique. Selon les indications de VANNIER (1994), les œufs sont enfermés dans une papillotte en papier d'aluminium fixée à l'extrémité du thermocouple Ni-Cr (Ø 0,25mm) à réponse rapide. Le thermocouple et l'échantillon, placés ensemble dans la chambre de mesure, sont connectés à un thermomètre à affichage numérique et à un enregistreur potentiométrique (précision 0,1°C).

RÉSULTATS

Le point d'abaissement cryoscopique le plus bas est atteint par les œufs d' *Aeropedellus variegatus* (-27,9°C ± SE 0,3), viennent ensuite les œufs de *Stauroderus scalaris* (-24,2°C ± SE 0,1). Le point de surfusion des œufs de *Schistocerca gregaria* est beaucoup plus élevé et se situe à quelques degrés seulement au-dessous de 0°C (-4,7°C ± SE 0,1), (TAB. I). Il se distingue très nettement des deux autres valeurs (FIG. 1).

Pour chacune des espèces, aucune corrélation n'a pu être montrée entre le point d'abaissement cryoscopique et les autres paramètres tels que le poids frais, le poids sec ou la teneur en eau. Toutefois cette dernière exprimée en pourcentage du poids sec, est très significativement plus élevée chez l'espèce tropicale (391 % ± 2,5) que chez les deux espèces de montagne (168 % ± 5,4 et 174 % ± 2,6). Bien que les poids frais des œufs d' *A. variegatus* et de *S. scalaris* soient différents (respectivement 4,6mg et 7,1mg, $F_{1,53} = 343$, $P < 0,001$), leur teneur en eau est identique ($F_{1,53} = 0,93$; $P = 0,32$ *ns*).

Les œufs de l'espèce de haute altitude, *A. variegatus*, ont donc une plus grande potentialité de résistance au froid que ceux de l'espèce de moyenne altitude, *S. scalaris* (différence hautement significative $F_{1,53} = 164,7$; $P < 0,001$). On peut considérer par contre que les œufs de *S gregaria*, espèce dont les embryons ne subissent pas de diapause, sont très sensibles au froid. Ces expériences préliminaires confirment ainsi l'existence d'un gradient des potentialités de résistance au froid des œufs d'Orthoptères en corrélation avec la zonation des espèces selon l'altitude.

DISCUSSION

Les œufs d'arthropodes sont comparables à de petits sacs remplis d'eau et d'émulsion lipidique dont le volume réduit et le faible pouvoir de nucléation renforcent leurs propriétés de surfusion (BLOCK, 1982 ; LEE JR. & BAUST, 1987 ; LEE JR., 1989). Le point d'abaissement cryoscopique des œufs d'insectes peut ainsi atteindre des températures très basses et proches de celles que nous avons mesurées chez *Aeropedellus variegatus* et *Stauroderus scalaris* : -23°C chez *Galleria mellonella* (*Lepidopt. Pyralidae*), (CHAUVIN & VANNIER, 1991) et chez *Nineta pallida* (*Neuropt. Chrysopidae*), (CANARD & VANNIER,

TABLEAU I - Point d'abaissement cryoscopique (PAC) en °C et paramètres pondéraux en mg des 3 espèces testées(Moyenne ± Erreur Standard). Seuil de signification : P < 0,001*** NS = Non Significatif

*Supercooling point (SCP), body weight in mg (fresh and dry) and % of water for the three species tested (mean ± Standard Error). Signification for P < 0.001*** NS = No Signification*

	Aeropedellus variegatus	*Stauroderus scalaris*	*Schistocerca gregaria*
Point d'abaissement cryoscopique °C	-27,85 ± SE 0,25***	-24,23 ± SE 0,14***	-4,66 ± SE 0,11***
Poids frais mg	4,599 ± SE 0,099***	7,101 ± SE 0,092***	19,173 ± SE 0,126***
Poids sec mg	1,720 ± SE 0,027	2,595 ± SE 0,025	3,907 ± SE 0,021
Masse d'eau mg	2,878 ± SE 0,092	4,505 ± SE 0,077	15,265 ± SE 0,112
% Eau/Poids sec	168,0 ± SE 5,4 NS	173,7 ± SE 2,6 NS	390.8 ± SE 2.5***
% Eau/Poids frais	62,2 ± SE 0.8 NS	63.4 ± SE 0.4 NS	79.60 ± SE 0,10 NS
Nombre d'individus	26	28	50

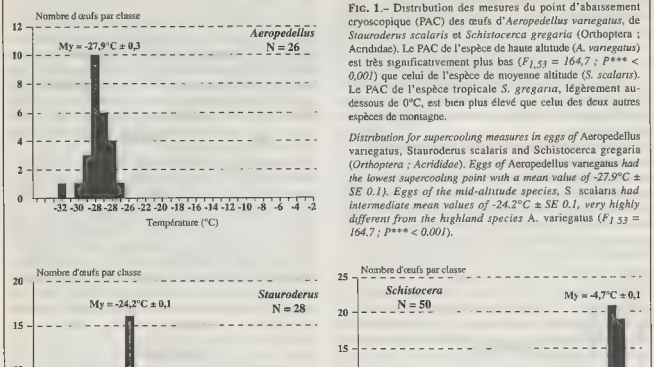


FIG. 1.– Distribution des mesures du point d'abaissement cryoscopique (PAC) des œufs d'*Aeropedellus variegatus*, de *Stauroderus scalaris* et *Schistocerca gregaria* (Orthoptera ; Acrididae). Le PAC de l'espèce de haute altitude (*A. variegatus*) est très significativement plus bas ($F_{1,53} = 164,7$; $P^{***} < 0,001$) que celui de l'espèce de moyenne altitude (*S. scalaris*). Le PAC de l'espèce tropicale *S. gregaria*, légèrement au-dessous de 0°C, est bien plus élevé que celui des deux autres espèces de montagne.

Distribution for supercooling measures in eggs of Aeropedellus variegatus, Stauroderus scalaris and Schistocerca gregaria (*Orthoptera ; Acrididae*). *Eggs of* Aeropedellus variegatus *had the lowest supercooling point with a mean value of -27.9°C ± SE 0.1). Eggs of the mid-altitude species,* S. scalaris *had intermediate mean values of -24.2°C ± SE 0.1, very highly different from the highland species* A. variegatus ($F_{1,53} = 164.7$; $P^{***} < 0.001$).

1992), -25°C chez *Tinea pellionella* (*Lepidopt. Tineidae*) et *Anthrenus verbasci* (*Coleopt. Dermestidae*), (CHAUVIN & VANNIER, 1991), -26°C chez *Forficula auricularia* (*Dermapt. Forficulidae*), une espèce phylogénétiquement voisine des Orthoptères et vivant également en moyenne montagne (CHAUVIN *et al.*, 1991). Elles sont également proches des mesures effectuées par LOZINA-LOZINSKII (1974) sur une espèce tropicale, *Locusta migratoria*, mais portant sur des œufs en hibernation.

Cette cryorésistance confère aux espèces une aptitude à coloniser, en haute montagne, des habitats soumis à des conditions thermiques hivernales extrêmes. Compte tenu de la grande rareté d' *Aeropedellus variegatus*, il est difficile d'établir une typologie de l'habitat de cette espèce. Les caractéristiques de la station du Parc National du Mercantour où nous l'avons rencontrée sont celles d'un versant très venté où la couche de neige n'est pas toujours suffisamment épaisse pour assurer une protection efficace du sol contre la rigueur de la température de l'air *Stauroderus scalaris*, espèce de moyenne montagne, est potentiellement moins cryorésistante qu' *A. variegatus*, elle peut malgré tout monter en altitude, mais elle est cantonnée dans les vallons où s'accumule un épais manteau neigeux protecteur au cours de l'hiver.

Le point de surfusion des œufs de *Schistocerca gregaria* est très élevé, comparable aux valeurs obtenues sur les stades post-embryonnaires par CLOUDSLEY-THOMPSON (1973). Les cryotests réalisés sur cette espèce tropicale non-diapausante confirment l'inaptitude de *S. gregaria* à résister au froid.

De nombreux auteurs ont proposé d'utiliser les Orthoptères comme bioindicateurs de conditions micro-climatiques (température, hygrométrie, humidité du sol (GRASSÉ, 1929 ; FRANZ, 1931 ; ZIMIN, 1938 ; DREUX, 1962 ; SCHMIDT & BUHL, 1970 ; HEWITT & RUSCOE, 1971). Les conditions abiotiques jouent en effet un rôle important dans l'aptitude qu'ont ces insectes à coloniser de nouveaux habitats : selon VAN WINGERDEN *et al.* (1991) la température

maximale proche de la surface du sol, là où les œufs sont pondus, constitue un facteur sélectif dans la détermination de l'habitat de l'espèce. D'après ces auteurs, le raccourcissement de la durée du développement post-diapause des œufs d'espèces de milieux humides et froids, permet à celles-ci de terminer leur cycle malgré la très courte période favorable au déroulement du développement.

Dans un même ordre d'idée, DINGLE *et al.* (1990) ont montré que les œufs des populations de *Melanoplus sanguinipes* vivant en altitude entrent en diapause à des stades embryonnaires tardifs de sorte que les éclosions interviennent très rapidement après la fonte de la neige. En étudiant le taux de développement des embryons en fonction de la température chez une espèce de plaine, *Chorthippus brunneus*, CHERRILL & BEGON (1989) ont observé un abaissement du seuil de température de développement juste avant et après le stade diapause permettant aux embryons retardataires d'atteindre ce stade avant l'hiver. La photopériode influence la durée et le nombre de stades larvaires de façon à compenser la saison de croissance plus courte aux altitudes élevées (TANAKA & BROOKES, 1983).

Malgré l'ensemble de ces mécanismes adaptatifs permettant aux espèces, pendant la phase œuf ou au cours du développement post-embryonnaire, de mieux ajuster leur développement aux conditions extrêmes, les basses températures affectent la mortalité embryonnaire (PICKFORD, 1966 ; MUKERJI & BRAUN, 1988). Le point d'abaissement cryoscopique ne peut à lui seul constituer une mesure adéquate de la résistance des insectes au froid (TURNOCK, 1993). Néanmoins chez les œufs d'Orthoptères, il confère aux espèces de meilleures potentialités de résistance au froid. Le PAC présente une valeur adaptative car il contribue à optimiser les possibilités de colonisation ou de maintien dans un environnement extrême.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout spécialement Mme Bridier, Professeur de Biologie, qui nous a fourni les œufs de *Schistocerca gregaria* provenant de l'élevage du Collège La Motte-Brûlon de Rennes.

RÉFÉRENCES

ALEXANDER, R.P., & HILLIARD, J.R., 1969.– Altitudinal and seasonal distributuon of Orthoptera in the Rocky Mountains of the northern Colorado. *Ecol. Monogr,* 39 : 385-431.

BLOCK, W., 1982. — Cold hardiness in Invertebrate poikilotherms. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73 : 581-593.

CANARD, M., & VANNIER, G., 1992.– Adaptations of preimaginal stages of *Nineta pallida* (Schneider) to frost and heat (*Insecta . Chrysopidae*). *In* : CANARD M., ASPÖCK H.& MANSELL M.W. (eds), *Current Research in Neuropterology. Proc. of the Fourth International Symposium on Neuropterology*. Bagnères-de-Luchon, France : 75-85.

CHAUVIN, G., & VANNIER, G., 1989.– Résistance au froid et réplétion du tube digestif chez *Allacma fusca* (*Collembola, Symphypleona*) et *Tinea pellionella* (*Lepidoptera, Tineidae*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 114 : 111-118.

CHAUVIN, G., & VANNIER, G., 1991.– La résistance au froid et à la chaleur : deux données fondamentales dans le contrôle des Insectes des produits entreposés. *In* : FLEURAT-LESSARD & P DUCOM (eds) *Proc 5th Int. Working Conf. on Stored-Product prot , Vol II* : 1157-1164.

CHAUVIN, G., HAMON, C., VANCASSEL, M., & VANNIER, G., 1991.– The eggs of *Forficula auricularia* L. (*Dermaptera, Forficulidae*) : ultrastructure and resistance to low and high temperatures. *Can. J. Zool.*, 69 : 2873-2878.

CHERRILL, A.J., & BEGON, M., 1989.– Timing of life cycles in a seasonal environment : the temperature-dependence of embryogenesis and diapause in a grasshopper (*Chorthippus brunneus* Thunberg) *Oecologia*, 78:237-241.

CLARIDGE, M.F., & SINGHRAO, J.S., 1978.– Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (*Acridoidea*) on a Mediterranean mountain. *J. of Biogeogr.*, 5 : 239-250.

CLOUDSLEY THOMPSON, J.L., 1973.– Factors influencing the supercooling of tropical Arthropoda, especially locusts. *J. nat. Hist.*, 7 : 471-480.

DEARN, J.M., 1977.– Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshoppers. *Oecologia*, 28 : 67-85.

DENNIS, R.L.H. & SHREEVE, T.G., 1991.– Climatic change and the British butterfly fauna : Opportunities and constraints. *Biol. Conserv.*, 55 : 1-16.

DINGLE, H. MOUSSEAU, T.A., & SCOTT, S.M., 1990.– Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of the grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F.). *Oecologia*, 84 : 199-206.

DREUX, P., 1962.– Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 3 : 323-766

FRANZ, H., 1931.– Uber die Bedeutung des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. *Zoogeografica*, 1 : 551-565.

GRASSÉ, P., 1929.– Etude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. *Bull. Biol.*, 4 489-538.

GUÉGUEN, A., 1989.– Cartographie et qualités bioindicatrices des Orthoptères. *In* : DE BEAUFORT & MAURIN (eds) *Utilisation des inventaires d'Invertébrés pour l'identification et la surveillance d'espaces de grand intérêt faunistique*. Paris : Secrétariat de la Faune et de la Flore : 126-138.

HEWITT, G.M., & RUSCOE, C., 1971.– Change in microclimate correlated with a cline for B-chromosomes in the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). *J. Anim. Ecol.*, 40 : 753 765.

LEATHER S.R., WALTERS K.F.A. & BALE J.S. 1993.—The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, 255 p.

LEE, R.E. Jr , 1989 – Insect cold-hardiness : to freeze or not to freeze. *Bioscience*, 39 : 308-313.

LEE, R.E., 1991.– Principles of Insect Low Temperature Tolerance. *In* : R.E. LEE Jr. & D.L. DENLINGER (eds) *Insects at Low Temperature*. London , Chapman & Hall : 17-46.

LEE, R.E. Jr. & BAUST, J.G., 1987.– Cold-hardiness in the antarctic tick, *Ixodes uriae*. *Physiol. Zool.*, 60 : 490-506.

LOZINA-LOZINSKII, L.K., 1974.– Studies in Cryobiology. New York : John Wiley & Sons : 259 p

MUKERJI, M.K., & BRAUN, M.P. 1988.– Effect of low temperatures on mortality of grasshopper eggs (*Orthoptera :*

Acrididae). *Can. Entomol.*, 120 : 1147-1148.

PICKFORD, R., 1966.– Development, survival and reproduction of *Camnula pellucida* (*Orthoptera : Acrididae*) in relation to climatic conditions. *Can. Entomol.*, 98 : 158 169.

SAMWAYS, M.J., 1990.– Land forms and winter habitat refugia in the conservation of montane grasshoppers in Southern Africa. *Conserv. Biol.*, 4 : 375-382

SALT, R.W , 1961.– Principles of cold hardiness *Annu. Rev. Entomol* , 6 : 55-74

SCHMIDT, G.H., & BUHL, J., 1970.– Biotopmabige Verteilung der Othopteren-Gemeinschaften in der Umgebung eines franz Alpensees (Lac du Bourget). *Zool. Beitr.*, 16 . 1-70.

TANAKA, S., & BROOKES, V.J , 1983.– Altitudinal adaptation of the life cycle in *Allonemobius fasciatus* De Geer (*Orthoptera : Gryllidae*). *Can. J. Zool.*, 61 : 1986-1990.

TURNOCK, W.J., 1993 – Cold hardiness of *Lacanobia atlantica* (*Lepidoptera, Noctuidae*), and a Comparison with 3 Other Insect Species That Overwinter in the Same Habitat. *Can. J. Zool.*, 71 :1710-1714

VANNIER, G., 1986 – Accrossement de la capacité de surfusion chez les adultes de *Chrysoperla carnea* (Insectes Névroptères) entrant en diapause hivernale *Neuroptera Int* , 4 : 71-82.

VANNIER, G., 1994.– The thermobiological limits of some freezing-intolerant insects : the supercooling and thermostupor points. *Acta Oecologica*, 15 : (sous presse)

VERNON, P., & VANNIER, G., 1987.– Etude expérimentale de la tolérance au froid chez les adultes d'un Diptère subantarctique : *Anatalanta aptera* Eaton (*Sphaeroceridae*). *Com. Natl. Fr. Rech. Antarct* , 58 : 151-167.

ZIMIN, L. S., 1938.– The eggpods of Acrididae Morphology, classification and ecology. Opred Faune SSSR 23 : 83 pp

WINGERDEN, W.K.R E Van , MUSTERS, J C.M., & MAASKAMP, F I.M., 1991.– The Influence of Temperature on the Duration of Egg Development in West European Grasshoppers (*Orthoptera, Acrididae*). *Oecologia*, 87 : 417-423.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

In mountains regions, as it is known for numerous organisms, especially plants but also for several insects, the significance of altitude distribution is similar to that of latitude. In this way, the most highland grasshoppers fauna components are provided from boreal affinities species which colonize lowlands in high latitudes. High altitude biotopes act as island refugia for relict populations of northern species after the northward retreat glaciation. The distribution of Orthoptera along altitudinal gradient displays a zonation of species that is little more a continuum of overlapping ranges. In fact, species distribution will tend to grade into each other in areas of environmental gradients. Morever, by using quantitative datas along altitudinal transects during a previous survey, we are able to recognize some knots emphasizing zonation species. Little is known of the ecological factors responsible for zonation, but temperature variables are, for these ectotherms, probably the most significant climatic variables related to altitude. Typical lapse rates of 1°C for every 160 m shift in mountain imply a temperature gradient from lowlands to highlands. Do strong thermic constraints, suffered by high altitude Orthoptera populations during winter, induce this altitudinal zonation ?

Among overwintering insects which live in adverse habitats, some species possess the ability to maintain their body fluids in the liquid phase below the melting point. The lowest temperature at which the body fluids spontaneously freezes is defined as the supercooling point (SCP). It is an accurate and replicable physical parameter representing species cold hardiness. For freeze-intolerant species, that do not survive the freezing of their body tissues, this critical temperature invariably defines the absolute lower lethal point. It does manifest the ability of an organism to efficiently resist or tolerate frost by means of cryoprotectants.

In the Alps, most of grasshoppers have a one year cycle divided into discrete steps involving overwintering in egg stage, hatching and maturing during the following season. The eggs are deposited beneath the soil surface. We tested the potential cold hardiness of eggs in measuring their supercooling point in two mountain species : Aeropedellus variegatus *and* Stauroderus scalaris. *The first one is a scarce grasshopper which is the highest resident in French Alps. It is established up 2500 m. The second species occurs at mid-altitude (1700 m-1800 m) in South Alps. We also tested a non-diapausing species which never survives in altitude :* Schistocerca gregaria. *Females that supplied eggs for this study came from populations in high valley of the Var in Alpes Maritimes (France) in the north of the Mercantour National Park. Individuals of* A. variegatus *were collected at 2600 m and those of* S. scalaris *at 1800 m. Laying females deposit egg-pods in wet sand in cages standing near the place where they were collected.*

The supercooling point (SCP) is determined by attaching the egg to a Ni-Cr thermocouple introduced in an air-filled chamber which is undercooled within a bath of a programmed cryostat. Each egg is swathed into an aluminium curl paper which is attached to the thermocouple up.

Eggs of Aeropedellus variegatus *had the lowest supercooling point with a mean value of -27.9°C ± SE 0.3. The highest SCP was found in* Schistocerca gregaria, *the non-diapausing species (-4.7°C ± SE 0.1). Eggs of the mid-altitude species,* Stauroderus scalaris *had intermediate mean values of -24.2°C ± SE 0.1, very highly different from the highland species* $F_{1\ 53} = 164.7$; $P^{***} < 0.001$ *No correlations have been established, for a same species, between the supercooling point and live or dry weight, nor egg water content. However, thus last characteristic, expressed as a percentage of dry weight was higher in tropical species (391 % ± 2.5) than in the two mountain ones (168 % ± 5.4 and 174 % ± 2.6, respectively,* $F_{1\ 53} = 0.93$; $P = 0.32$ ns) Aeropedellus variegatus *eggs had the more reduced water content rate (but difference is not significative) and they had the best antifreezing ability in respect to the SCP values The non-diapausing species* Schistocerca gregaria, *had the highest water content rate and the poorest resistance to frost in relation to high SCP value. The mid-altitude species resident,* Stauroderus scalaris, *had intermediate parameters values. These preliminary tests improve relationships with gradually response in cold hardiness grasshopper eggs and species zonation along altitudinal gradient. Overwintering eggs are protected by diapause or because snow cover acts as thermal insulation. In spite of it, we may support hypothesis that temperature in the egg environment is a selective factor in habitat selection. So, a low supercooling point in grasshopper eggs population may contribute to survive extreme winter temperatures sometimes encountered in adverse habitats. It may explain why the distribution of some species is restricted to small areas in highlands*

RÉSUMÉS DE THÈSES

COSTIL Katherine.– Contribution à l'écologie des Mollusques Gastéropodes dulcicoles armoricains ; recherches bio-écologiques et écophysiologiques sur deux espèces de Pulmonés *Planorbidae*, *Planorbarius corneus* (L.) et *Planorbis planorbis* (L.). Thèse de doctorat de l'Université de Rennes I soutenue le 25 mars 1993 ; 421 p, 68 tableaux et 108 figures, 6 annexes, 256 références bibliographiques. JURY : J. DAGUZAN (Président), L. THALER, G. DUSSART et P. TREHEN (Rapporteurs), P. CASSIER et C. MEIER-BROOK.

Le département d'Ille-et-Vilaine, de part son substrat imperméable et son histoire, est richement pourvu en plans d'eau de taille variable : 160 étangs de plus de 3 hectares y ont été recensés. Les étangs sont des écosystèmes fragiles ; à leur évolution naturelle (eutrophisation, comblement…) s'ajoute une pression humaine grandissante en Bretagne. Ils participent pourtant à la diversité des paysages et abritent une faune particulière dont la malacofaune peut représenter jusqu'à 80 % de la biomasse des Invertébrés. Il est donc apparu important d'étudier les Mollusques dulcicoles armoricains et nos recherches ont été orientées selon deux axes. Le premier axe correspond à une étude écologique sur l'ensemble des Gastéropodes d'eau douce, le second a trait à l'éco-biologie et l'écophysiologie de deux espèces de Planorbes, famille peu étudiée en zone tempérée.

Ecologie des Mollusques Gastéropodes dulcicoles armoricains

Cette étude est constituée de deux types d'approche, l'une descriptive, l'autre explicative. Au cours de cette première approche, après avoir exposé le plan d'échantillonnage, nous nous sommes attachés à décrire le cadre environnemental des escargots : 64 étangs choisis principalement pour leur grande variabilité reflétant l'ensemble des conditions existant dans notre région. Dans ces étangs, ont été inventoriés 25 espèces se répartissant en 20 espèces de Pulmonés (11 *Planorbidae*, 6 *Lymnaeidae* et 3 *Physidae*) et 5 espèces de Prosobranches (2 *Bithyniidae*, 2 *Valvatidae* et 1 *Viviparidae*) qui constituent des peuplements dont la richesse spécifique varie de 1 à 10. Nous dénombrons 13 espèces rencontrées dans au moins 6 plans d'eau (fréquence de 10,5 %) ; elles sont donc soumises à des traitements statistiques. Une analyse factorielle (A.C.P.) oppose ainsi des espèces fréquentes et dominantes telle que *Lymnaea peregra* et *Physa acuta*, à des espèces rares et dominées, par exemple *Lymnaea stagnalis* et *Anisus spirorbis* Par contre, ces dernières sont caractéristiques des peuplements les plus riches en espèces et les plus diversifiées L'axe 2 de l'A.C.P. isole *Planorbis planorbis* qui présente l'abondance moyenne la plus élevée (18,4 + 3,2 escargots échantillonnés en 3 mn). La dominance d'une espèce dans un plan d'eau reflète par définition la richesse spécifique de l'étang en question ($r = -0,586$; $p < 0,05$) et l'abondance de cette espèce ($r = 0,705$; $p < 0,01$). En mesurant leur ressemblance sur leur co-occurence (classification ascendante hiérarchique avec emploi du coefficient de similitude de Jaccard), trois associations d'espèces sont déterminées, l'une formée des espèces les plus fréquentes et les deux autres constituées d'une part de *L. stagnalis* et *Planorbarius corneus*, d'autre part de *A. spirorbis* et *Lymnaea glabra*.

Ayant effectué une revue bibliographique des modes de dispersion chez les Gastéropodes dulcicoles, nous abordons l'approche explicative qui peut se traduire par deux questions principales :

- En se basant sur les richesses spécifiques, quelles sont les conditions environnementales favorables ou défavorables à la coexistence d'un grand nombre d'espèces ?
- Les Gastéropodes montrent-ils des exigences spécifiques vis-à-vis des facteurs du milieu ?

Les facteurs environnementaux pris en compte sont : le réseau hydrographique ; le substrat géologique du bassin versant ; la pente des berges ; la superficie et le substrat des étangs, leurs groupements végétaux (en nombre variable et reflétant des niveaux trophiques différents) ; le paysage circumvoisin et 9 variables physico-chimiques de l'eau (conductivité, teneurs en Ca^{2+}, Mg^{2+}, $P\text{-}PO_4^{3-}$, $N\text{-}NH_4^+$, $N\text{-}NO_3^-$, $N\text{-}NO_2^-$, phosphore et azote totaux). La relation entre la richesse spécifique et ces facteurs est étudiée par les coefficients de corrélation linéaire (de Pearson) et de rang (de Kendall), ainsi que par les analyses multivariées (A.F.C., A.C.P. et A.C.M.). Pour certains facteurs (la pente des berges, le paysage, le niveau trophique d'après la végétation…), la relation qu'ils ont avec la distribution des Gastéropodes et la richesse spécifique apparaît clairement. Pour d'autres, elle semble moins tranchée et, par exemple, des conditions intermédiaires de physico-chimie de l'eau plutôt qu'extrêmes, dans un sens comme dans l'autre, pourraient être les plus favorables pour les Mollusques. Néanmoins, des seuils de conductivité et de teneur en calcium sont notés pour les différentes richesses. Les paramètres du milieu permettant la cohabi-

tation d'un grand nombre d'espèces traduisent un niveau trophique relativement élevé, notamment en ce qui concerne les groupements végétaux. Les plans d'eau supérieurs à 10 ha., en terrain non boisé, au substrat riche en matière organique (ainsi que pauvre en particules grossières) et aux pentes faibles se révèlent particulièrement favorables à des peuplements riches. Certaines espèces, telles que *P. corneus* et *L. stagnalis*, sont le plus souvent associées à des conditions considérées comme favorables ; d'autres, comme *L. glabra* ou *Bathyomphallus contortus* sont liées aux facteurs dits «défavorables». En considérant les types d'habitats dans lesquels les espèces sont récoltées, la fréquence des espèces, la richesse des peuplements qu'elles constituent, on peut distinguer des espèces « exigeantes » et d'autres «tolérantes». De plus, ces dernières peuvent présenter une large distribution (espèces ubiquistes) ou une distribution plus restreinte (espèces spécialisées)

Etude éco-biologique et écophysiologique sur deux espèces de Pulmonés *Planorbidae*, *Planorbarius corneus* (L.) et *Planorbis planorbis* (L.)

Une meilleure connaissance de la biologie de *P. corneus* et *P. planorbis* est permise grâce à des études menées conjointement au laboratoire (écophysiologie) et dans le milieu naturel (suivi de populations). La Planorbe cornée est étudiée à l'étang du Boulet (nord de Rennes), tandis que l'étude concernant *P planorbis* est réalisée à l'étang de la Musse (sud-ouest de Rennes). Ces recherches sont effectuées tous les 14 jours pendant respectivement 18 et 16 mois. Les étangs, et notamment leur faune molluscivore, sont décrits. *P corneus* et *P. planorbis* occupent respectivement 27 % et 74,5 % des berges et leur répartition au sein des étangs s'explique surtout par la présence de végétation. De plus, les Planorbes ne sont en grande abondance que sur le substrat vaseux. A la station d'étude, les escargots constituant les deux populations présentent une distribution de type contagieux, similaire pour les jeunes et les adultes. Dans l'optique d'un meilleur suivi des populations et d'une évaluation des possibles migrations d'individus, des expériences préliminaires de marquage-recapture sont entreprises. Les résultats semblent dépendre en tout premier lieu du type de milieu (ouvert ou non) dans lequel l'étude est menée. Si les pourcentages de recapture sont très faibles pour *P. corneus*, ils peuvent dépasser 45 % dans le cas de *P. planorbis*

Pendant toute la période d'étude, les densités moyennes des populations de *P corneus* et *P. planorbis* sont respectivement de 20,0 (s = 20.8) et 37,8 (s = 32,6) individus par m². L'évolution saisonnière de la densité des Planorbes est suivie et rapportée au cycle de vie des populations (recrutement, mortalité), aux conditions du milieu (sécheresse, innondations, tempêtes, gel) et au comportement (fouisseur) des escargots. L'étude des populations est conduite en suivant les périodes de pontes et de recrutement des jeunes, le nombre de coquilles vides récoltées (constituant un indice de mortalité) et l'évolution de la structure de taille des individus. Les différentes cohortes sont déterminées en considérant la génération parentale. La population de *P. planorbis* présente un cycle annuel avec deux générations par an, qualifiées de cohortes vernale (pontes de mai à juillet) et automnale (pontes en septembre). Dans le cas de *P. corneus*, le cycle varie selon les années avec une cohorte vernale (pontes en mai-juin) chaque année et une cohorte estivale-automnale présente en 1987 (pontes de juillet à novembre) mais apparemment absente en 1986 et 1988. Un remplacement complet des cohortes des deux populations n'a jamais lieu juste après la reproduction. Leur disparition, progressive, est différée, surtout pour *P. corneus*. La cohorte vernale de *P. planorbis* est semelpare tandis que celle de *P. corneus* en 1987 est plus vraisemblablement itéropare. La durée de vie maximale est estimée à 11 mois pour les deux cohortes de *P. planorbis* et se situe entre 18 et 21 mois pour les deux cohortes de *P. corneus*. La croissance des cohortes suivies entièrement (ou presque) est étudiée, puis modélisée à l'aide du modèle de Von Bertalanffy dont les équations (unité de temps de 14 jours) sont :

- pour *P. corneus* : $Dt = 37,3\ (1 - e^{-0,046(t + 0,5)})$;
- pour *P. planorbis* : $Dt = 13,4\ (1 - e^{-0,069\ (t + 1,2)})$

Notons, de plus, que la différence de croissance des deux types de cohortes (vernale et automnale) est plus marquée pour *P. corneus* que pour *P. planorbis*

Parallèlement à l'étude des deux populations naturelles, nous menons une étude écophysiologique sur les principaux traits de vie de *P. corneus* (374 individus répartis en 4 lots à chaque température) et *P. planorbis* (400 individus répartis aussi en lots) : survie, développements embryonnaire et post-embryonnaire, reproduction. La température, facteur essentiel pour la régulation des populations animales (surtout ectothermes), est choisie comme paramètre fluctuant. Cinq températures reflétant les conditions climatiques de notre région sont testées (5, 10, 15, 20 et 25°C). Les courbes de survie des deux espèces étant tracées, il apparaît que la durée de vie maximale de *P planorbis*, 175 semaines (3,4 années), est observée à 10°C. C'est par contre à 15°C que la Planorbe cornée vit le plus longtemps (231 semaines, soit 4,4 ans). Un développement embryonnaire complet, suivi de l'éclosion de nouveau-nés est noté entre 10 et 25°C pour *P. corneus*, et entre 15 et 25°C pour *P. planorbis*. A partir de 15°C, les taux moyens d'éclosion de *P. corneus* et *P. planorbis* sont respectivement de 93 % et 88 %. La durée d'incubation est inversement proportionnelle à la température (à 25°C, 7 jours pour *P planorbis* et 8,5 jours pour *P. corneus*). La croissance des deux Planorbes est continue jusqu'à leur mort. Les taux de croissance enregistrés aux différentes températures sont comparés et l'influence de la maturité sexuelle sur ces taux est étudiée. Nous ajustons la croissance des deux espèces à des courbes théoriques de type logarithmique. La croissance de la Planorbe cornée est d'autant plus rapide que la température est élevée, alors que c'est à 20°C que la croissance la plus rapide de *P. planorbis* est d'abord observée. L'action différentielle de la température se réalise essentiellement au cours de la première phase (exponentielle) de la croissance. Les constantes de croissance (K) du modèle de Von Bertalanffy sont calculées et reliées à la température par une courbe gaussienne. On peut ainsi déterminer les températures théoriques optimales pour la croissance de *P. corneus* et *P. planorbis* ; elles sont respectivement de 19°C et 21,5°C. L'utilisation d'un modèle mathématique basé sur des fonctions splines de type «plaque mince» permet de visualiser et de calculer la croissance des escargots à des températures d'élevage non testées (notamment aux températures optimales)

Les *Planorbidae* sont tous hermaphrodites et se reproduisent préférentiellement par fécondation croisée. La possibilité d'autofécondation est testée en isolant des nouveau-nés. A l'exception de deux oeufs qui ne se développent pas, les oeufs contenus dans les 130 pontes déposées en tout par 17 des 30 individus de *P*

planorbis isolés sont dépourvus d'embryon. L'autofécondation chez *P. corneus* se révèle très peu productive en pontes, oeufs et embryons dont le pourcentage d'éclosion est au maximum de 6,1 % (à 20°C) ; la réduction de la fécondité par rapport à la fécondation croisée est au minimum de 95 %. Les individus groupés de *P. corneus* et *P. planorbis* déposent des pontes d'autant plus précocément que la température est élevée, à partir respectivement des températures de 15 et 10°C. Nous déterminons le nombre d'oeufs par ponte et étudions également les "anomalies" (pontes sans oeuf, oeufs sans embryon ou polyembryonnés...). Dans le cas de *P. corneus* , le nombre moyen d'oeufs par ponte varie de 8,1 à 15°C à 11,8 à 20°C qui constitue la température la plus favorable pour la reproduction de cette espèce : pendant une période de reproduction de 141 semaines, 1709 oeufs viables sont pondus au total par individu. C'est à 15°C que *P. planorbis* est le plus fécond (3785 oeufs viables par individu) même si en moyenne les pontes les plus riches sont observées à 20°C.

Ce travail réalisé au laboratoire et en milieu naturel se situe à deux niveaux d'organisation, celui du peuplement (de Gastéropodes dulcicoles) et de la population (de deux Planorbes). Le passage d'un cadre d'étude à un autre, des populations naturelle et expérimentale de *P. corneus* à celles de *P. planorbis* suggère nécessairement des comparaisons riches en enseignement sur les escargots d'eau douce et leur milieu.

GANTEAUME Anne.– ***Études écophysiologiques d'*Encarsia formosa** ***: réponses au changement de substrat et au stockage au froid.*** **Thèse de doctorat de l'Université de Provence (Aix-Marseille I) préparée sous la direction de Mme BALAGUER-POINSOT soutenue le 25 Mars 1993 devant le jury composé de : A. CHAMPEAU (Président), J.-L. CLEMENT, L. BIGOT (rapporteurs), N. BALAGUER-POINSOT, E. TABONE (examinateurs). 158 p + 6 Annexes ; 127 ref. Laboratoire de Biosystématique et Écologie méditerranéenne, FST St. Jérôme (case 421 bis), 13397 MARSEILLE cedex 20.**

Ce travail a été réalisé de façon à optimiser la production et la commercialisation d'*Encarsia formosa*, hyménoptère Aphelinidæ, parasite de l'Aleurode des serres, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptère : Aleyrodidæ).

Des expériences visant d'une part au changement de substrat des pupes noires d'*Encarsia* et d'autre part à leur stockage à basse température, ont été entreprises. Il était important de vérifier que ces manipulations n'affectaient pas les potentialités biotiques de l'auxiliaire (fécondité journalière, longévité).

Il était également intéressant de déterminer l'action de l'apport d'une substance énergétique telle que le sucre du commerce (saccharose), dès l'éclosion des parasites, sur leur fécondité et leur longévité. Cet ajout permet de pallier le cas échéant, l'absence de larves d'Aleurode dont le miellat est normalement utilisé comme source de nourriture, ainsi qu'une éventuelle perturbation due au froid

La production et la commercialisation de cet insecte s'effectuant toute l'année, il a été utile d'étudier le rôle de la photopériode que subit le complexe plante-hôte/larve-hôte/parasite au cours de leur maturation, sur le potentiel biotique de l'auxiliaire issu de pupes stockées au froid.

En rapport avec ce que l'on connaît des substances cryoprotectantes, des recherches préliminaires sur certaines d'entre elles, synthétisées lors du stockage au froid, ont été effectuées afin de suivre les limites d'adaptation *d'Encarsia formosa* .

• En ce qui concerne le changement de substrat (plante-hôte -> substrat artificiel) : l'étude des potentialités biotiques (fécondité journalière, longévité) de trois groupes de parasites issus de pupes soumises aux conditionnements « Colle » et « Colle + sucre », comparés à un témoin (pupes non décollées de leur plante-hôte) ont montré que le changement de substrat ne perturbe pas l'efficacité de l'auxiliaire.

L'ajout d'une substance énergétique dès l'émergence des insectes, augmente la fécondité journalière sans nuire à leur longévité.

Par ailleurs, grâce à l'Analyse en Composantes Principales, il a été mis en évidence un cycle dans la ponte des *Encarsia*, dont l'impact est plus important que l'hétérogénéité interindividuelle au niveau du potentiel biotique des parasites. Le changement de substrat (avec ou sans apport énergétique) n'a pas d'action majeure à ce niveau.

• En ce qui concerne le stockage au froid : les basses températures ont un effet nocif sur les pupes noires *d'Encarsia formosa.*

En effet, le taux de mortalité (au stade nymphal) de l'auxiliaire s'accroît avec l'augmentation de la durée de stockage (de 15 à 30 jours) et avec l'abaissement des températures (5, 7 et 9°C). De ce point de vue, le stockage de l'auxiliaire peut être prolongé jusqu'à 20 jours à 9°C ; les résultats les meilleurs s'obtenant avec 15 jours a 9°C (76,58 %)

Malgré ces taux d'émergence performants, les parasites issus de ces pupes noires sont fortement affaiblis comme le montrent les comparaisons entre les différents types de stockage et les témoins non stockés, aussi bien du point de vue de la fécondité que de la longévité. L'apport d'une substance énergétique (sucre) dès l'émergence des insectes stockés (15 jours à 9°C) permet une augmentation de leur potentiel biotique, palliant ainsi l'effet nocif du froid. Cet apport énergétique permet à l'insecte de maintenir son rythme de ponte et d'avoir une durée de vie plus longue. C'est le seul cas où l'on puisse envisager un stockage au froid, mais la durée reste limitée

De plus, il ressort de cette étude qu'il existe une variation des potentialités biotiques selon les lots de parasites utilisés ; la photopériode apparaissant comme le principal facteur de ce changement. En effet, les parasites élevés en photopériode jours courts sont moins performants que ceux élevés en photopériode jours longs, surtout en ce qui concerne les témoins. Malgré tout, l'action du stockage, quelle que soit la période à laquelle il a été effectué est plus importante que l'hétérogénéité interindividuelle constatée au niveau des potentialités biotiques.

Parallèlement, l'acclimatation *d'Encarsia formosa* aux basses températures a été mesurée par dosage d'une substance cryoprotectante, le glycérol, en chromatographie en phase gazeuse, en fonction de différents types de stockage au froid (10, 15, 20, 25 et 30 jours à 5 et 9°C). Trois lots de pupes noires prélevés à différentes époques de l'année ont été testés. Les tests statistiques effectués sur les taux de glycérol produits par ces pupes permettent de dire d'une part, qu'il n'existe pas de variation significative dans la synthèse de cette substance en fonction de la durée de stockage, mais d'autre part que cette synthèse diminue significativement avec l'abaissement des températures

pour les pupes élevées avec un photopériode en jours longs. Donc, une augmentation de la quantité de glycérol produit s'obtient avec l'allongement de la photopériode mais l'insecte reste physiologiquement faible lors du stockage comme l'ont démontré les résultats précédents (taux de mortalité augmenté, potentiel biotique diminué). La mesure du taux de cet alcool présente donc un intérêt relativement faible pour tester l'acclimatation d'*Encarsia formosa* aux basses températures

HAGUENAUER Christiane.– ***Comprendre par les cycles… et les cycles pour apprendre ou Le concept de cycle, indicateur de la connaissance, des Sciences de la Nature à l'Écologie forestière*****, 895 pages. Thèse de doctorat de l'Université de Nancy I, soutenue le 21 décembre 1991.- JURY : MM. J. DEXHEIMER, J.-CL. RAMEAU, P. BAR- NOLA, M. BOULANGÉ, R. DEMOUNEM, F. TOUTAIN.**

La thèse comprend deux parties qui s'éclairent mutuellement pour accéder à la connaissance de l'écologie : la première, historique et épistémologique, la seconde, didactique et pédagogique. Elles mènent à l'écologie forestière, avec le concept de cycle pour fil conducteur.

Développement du concept de cycle dans l'histoire des sciences de la nature conduisant à l'écologie

La génération du concept se situe dans la croyance antique en un système éternel, de cycles réguliers, cosmiques.

La Renaissance développe le concept sous le nom de circulation : la révolution astronomique et le modèle circulaire du mouvement du sang se rejoignent pour expliquer la circulation perpétuelle de la Terre autour du Soleil, astre de vie. Aux théories animistes, qui utilisent ce modèle pour expliquer la circulation de l'eau de la Terre, *Perrault* oppose des causes physiques, confortées par l'expérience et le calcul.

L'évolution du concept, au dix-huitième siècle, passe par les concepts-clés de reproduction ou génération, de végétation, de matière

– La connaissance de la **génération** des vivants s'enrichit des expérimentations qui montrent que les insectes ne naissent pas spontanément ; mais, en l'absence de signification de l'œuf dans la fécondation, deux systèmes s'opposent pour expliquer la continuité des générations : par la circulation des germes préformés par Dieu et par celle des molécules organiques animées par une force productive

– L'idée du cycle de **végétation** naît de la difficulté d'expliquer la discontinuité apparente de la vie. La remise en question du mouvement circulaire étendu à la sève lève l'obstacle à la connaissance entretenu par les *a priori* de l'analogie des animaux et des végétaux

– Le cycle de **matière** prend corps dans une vision chimique de la circulation de la matière : la végétation compose la matière, mais c'est dans la matière que réside l'explication de sa décomposition !

Cette circulation participe à l'histoire de la Terre dont l'idée de durée croît avec l'expérience. Éternelle ou finie, cette durée s'explique, selon les doctrines, par un balancement périodique de révolutions sans violence ou, en l'absence de moteur pour ce fonctionnement cyclique, par une histoire linéaire où les causes de circulation actuelle de la matière diffèrent des causes anciennes de révolutions catastrophiques, durables mais non répétées dans l'histoire de la Terre

La maturation du concept aux dix-neuvième et vingtième siècles a lieu dans les différentes Sciences de la Nature.

- Une étude épistémologique montre la **mobilisation** du concept par quelques hommes de sciences du dix-neuvième siècle

• Dans les **sciences médicales**, circulation sert à nommer la fonction du même nom, cercle désignant l'équilibre de création et de destruction de la matière des vivants. *Claude Bernard* résoud cet équilibre à l'échelle cellulaire dans le cycle physiologique de la vie et réserve le mot circulus pour l'échelle du milieu.

• Dans les **sciences physiques**, cycle prend un sens nouveau : le cycle thermodynamique remplace le cercle des transformations de l'énergie qui ne se ferme pas sans apport énergétique supplémentaire, compensant les dégradations sous forme de chaleur, ce qui remet en cause la croyance au mouvement perpétuel.

Liebig montre que l'humus doit être décomposé pour participer au cercle de composition et de décomposition de la matière Mais, pour lui, la transformation de la matière organique reste un phénomène chimique. *Pasteur* prouve que les fermentations sont produites par des êtres vivants. Il remplace le cercle de transformation des chimistes par le cercle de la vie puis le cycle de la vie, cause des décompositions.

• Dans l'**histoire naturelle**, la généralité de la division cellulaire et le passage à l'échelle cellulaire du concept de fécondation lèvent l'obstacle à la construction du cycle de développement. Mais les changements d'échelle empêchent de boucler le cycle : ils conduisent le botaniste *de Candolle* vers une évolution à l'échelle géologique

- Une étude fine des sciences naturelles nouvelles fait apparaître la **réactivation** du concept de cycle au vingtième siècle

• En **biologie**, le cycle de développement permet les comparaisons et présentations Clarifiées, les étapes qui le constituent sont mises en relation par le texte et par le graphisme, d'apparition plus tardive. Les progrès aux différentes échelles permettent de comprendre la variation des cycles : périodiques, simplement fermés ou tendant à s'ouvrir

• En **géologie**, les cycles aident aussi à la connaissance. Les géologues accumulent les faits en faveur de l'hypothèse des cycles et les utilisent comme moyen de communication que le graphisme enrichit. Ils révèlent la diversité des rythmes et l'interdépendance des cycles qui s'ouvrent ou se referment suivant les limites de l'horizon. Avec l'évolution vers la globalité, le recyclage géochimique rejoint la dimension historique et redevient linéaire.

• L'**écologie** recycle les cycles hérités d'autres sciences et elle en forme de nouveaux. La science nouvelle élabore, au départ, ses cycles au travers des spécialistes d'autres sciences de synthèse dynamiques : les sylviculteurs pour le cycle sylvicole et

les cycles de végétation, de l'azote, de l'eau ; les phytogéographes pour le rythme végétatif, lié au cycle de vie ; les biologistes pour le cycle de développement ; les pédologues pour les cycles biogéochimiques ; la dimension historique de la géologie conduit au compromis des cycles évolutifs de la faune et la flore .. Les cycles sont assimilés, renouvelés, relativisés par la science écologique qui crée sa propre forme en construisant de nouvelles schématisations, témoins de la maîtrise des cycles. Reconstruits, simplifiés, quantifiés, illustrés, ils sont réorganisés suivant des interrelations hiérarchiques pour être intégrés à des synthèses. La quantification des phénomènes par la recherche des rythmes et vitesses de rotation des cycles permet de connaître leurs facteurs de variation et de déterminer les limites au delà desquelles ils rompent avec la périodicité et/ou la circularité. Dans une vision écosystémique, la recherche des causes de rupture du cercle fait apparaître l'incidence de l'Homme sur les cycles, au regard des effets du pas de temps de la géologie.

L'écologie forestière moderne crée le concept dynamique de cycle sylvigénétique, expression conjuguée de facteurs internes et externes qui trouve sa validation dans les autres disciplines.

CONCLUSION

Du domaine de l'hypothèse, cycle exprime l'idée préétablie de l'ordre puis, mis à l'épreuve des faits, se libère peu à peu de la périodicité et de la circularité. Il témoigne de l'avancement de la science

Exploitation du concept dans les apprentissages en écologie forestière

La deuxième partie de la thèse constitue un ouvrage d'écologie forestière : *Introduction à l'écologie forestière par l'étude des cycles du Hêtre en Lorraine.* Il vise à faire acquérir, au travers du concept de cycle appliqué à l'exemple du Hêtre, les connaissances scientifiques indispensables à la compréhension de la forêt. Pour faciliter le va-et-vient entre concepts, l'ouvrage est présenté en trois outils interdépendants que l'utilisateur met en relation à son gré, suivant son parcours et ses besoins. La redondance apparente des deux moyens d'expression que sont le texte et le graphisme vise en fait à favoriser la progression dans les concepts.

Les Clés aident à préciser l'évolution et l'interdépendance des concepts.

– L'étude de l'évolution du concept de cycle dans les **programmes** part de sa position actuelle dans les Sciences de la Vie et de la Terre à l'école élémentaire, au collège, au lycée : les cycles participent à l'abstraction d'un langage schématique codé et se structurent en cercles fermés qui s'ouvrent aux échelles nouvelles. L'étude s'éclaire de l'analyse de l'introduction du concept dans les programmes d'histoire naturelle à la fin du siècle dernier puis de son installation dans les programmes de sciences naturelles et de biologie-géologie.

– La recherche de l'évolution des **moyens d'expression** du concept révèle l'équilibration, avec le temps, des expressions textuelle et graphique des cycles dans les manuels ; elle montre l'harmonisation de l'expression du concept par les professeurs.

– La mise en évidence de l'évolution de la **signification** de cycle **pour les élèves** montre l'incidence de leurs capacités d'abstraction et l'influence des programmes. Elle prouve que cette évolution ne se manifeste pas à la même vitesse dans les deux modes d'expression que sont le texte et le graphisme avec, au lycée, un retard croissant du second mode d'expression. Or, la structuration des connaissances se fit plus aisément dans les représentations graphiques et l'entraînement au codage graphique améliore cette structuration, ce qui encourage à soigner son apprentissage.

– L'apport **scientifique**, textuel et illustré (photographies, cartes, coupes...) fait des clés un outil d'accompagnement pour résoudre les problèmes posés par le livret didactique et le fichier pédagogique. Par ses nombreuses pistes d'exploitation, l'index-thésaurus, joint au vocabulaire, facilite les raisonnements par induction et déduction

Le livret didactique présente des données scientifiques récentes, organisées et illustrées pour montrer la variation des cycles et l'influence des différents facteurs écologiques.

– Cycles de **végétation** , cycle annuel, cycle de vie et facteurs de variation des cycles de végétation.

– Cycle de **reproduction** : à l'échelle de l'individu, à l'échelle de la forêt et facteurs de variation du cycle de reproduction

– Cycle de **matière** : principales étapes du cycle, variations de la transformation des feuilles de Hêtre et facteurs de variation du cycle biogéochimique

Les **fiches pédagogiques** donnent accès, avec une grande liberté d'emploi, aux notions et méthodes dominantes de l'écologie forestière. Chacune compte deux feuillets de niveaux d'abstraction différents. En mettant en relation les phénomènes aux échelles diverses, elles permettent de relier les conditions de milieu aux cycles du Hêtre.

– les fiches **écologiques** introduisent les changements d'aspect au fil des saisons, la croissance en diamètre du tronc, la régénération du Hêtre et de la hêtraie, les relations du Hêtre avec le sol, comparent la feuillaison dans des hêtraies sur plateau calcaire, sur grès, sur roches cristallines plus ou moins siliceuses, aident à trouver les conditions de vie et de régénération du Hêtre et de la hêtraie, les conditions de milieu de la hêtraie calcicole et de la hêtraie acidiphile à l'étage collinéen, à l'étage montagnard inférieur, à la limite de l'étage subalpin, permettent d'expliquer le fonctionnement de l'écosystème forestier et de dégager les facteurs de la croissance et de la régénération de l'arbre et de la forêt.

– Les fiches **biologiques** donnent les éléments pour identifier les phénomènes constituant les principales étapes des cycles du Hêtre et les conditions favorables à leur réalisation : éclosion des bourgeons et débourrement, feuillaison, croissance des rameaux feuillés et des branches, défeuillaison, décomposition des feuilles de la litière, dormance des bourgeons, floraison, pollinisation et fécondation, fructification, dissémination, dormance et germination des faines, nutrition et croissance des semis

- Les **exercices** visent à favoriser l'abstraction en mettant en relation les fiches pour construire les cycles du Hêtre, comparé à d'autres essences, et pour expliquer le rôle des facteurs de variation de ces différents cycles. Chaque exercice est complété d'informations qui offrent une aide ou l'approfondissement préalable à la généralisation.

Conclusion

Outil de présentation des faits, le concept intégrateur de cycle rend accessibles et directement utilisables dans l'enseignement les travaux de recherche en écologie forestière. Modulable et manipulable, il devient schématisable quand ses limites de validité sont clairement déterminées.

HERMANT Didier ; *Habitats de reproduction de Turdidés et de Colombidés.* 103 pages + annexes ; Thèse de Doctorat ; Université de Bourgogne ; soutenue le 15 décembre 1993 devant : Bernard FROCHOT (directeur de thèse), Jacques BLONDEL (rapporteur), Michel BOURNAUD (rapporteur), Yves FERRAND (examinateur), Camille FERRY (examinateur), Ludwig TOMIALOJC (examinateur).

Le but de cette étude est de caractériser et de déterminer les habitats préférentiels en période de reproduction de 7 espèces chassables de Turdidés et de Colombidés, le Merle noir *Turdus merula,* la Grive musicienne *T. philomelos,* la Grive draine *T. viscivorus,* la Tourterelle turque *Streptopelia decaocto,* la Tourterelle des bois *Streptopelia turtur,* le Pigeon colombin *Columba oenas,* le Pigeon ramier *Columba palumbus,* ainsi que les facteurs qui les influencent.

Plusieurs échelles d'espace et de temps ont été prises en compte, d'une part pour évaluer les variations d'effectifs de ces espèces et d'autre part pour observer d'éventuelles différences d'habitats selon l'échelle spatiale à laquelle on se place

Un ensemble de milieux variés à l'échelle du département de la Côte d'Or a été retenu. Il s'agit d'une forêt de plateau calcaire, la forêt domaniale de Val-Suzon ; d'une forêt de plaine, la forêt domaniale de Cîteaux ; de boqueteaux ou bois isolés en plaine de Saône ; d'un bord de rivière, la Saône et d'un bocage de l'Auxois.

Les résultats obtenus nous permettent d'atteindre notre objectif ultime, à savoir de proposer des aides à la gestion et à la connaissance des espèces en fonction des milieux, et ce pour les échelles d'espace et de temps considérées.

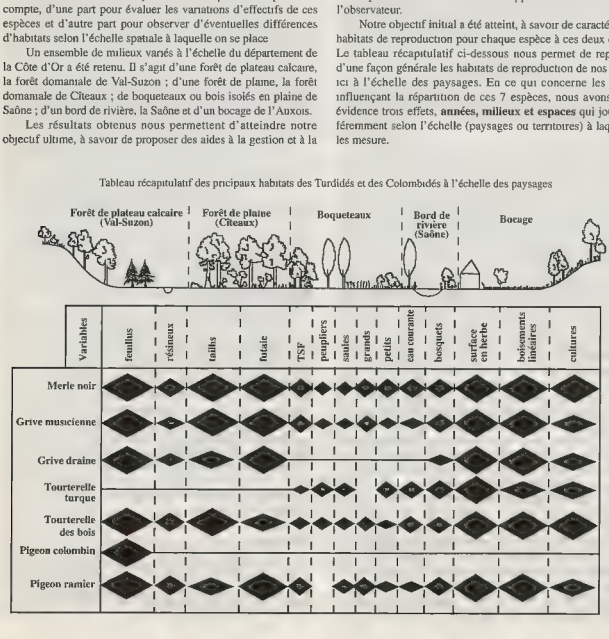
Les dénombrements d'oiseaux nicheurs ont été effectués également à deux échelles en employant deux méthodes :

• une **méthode relative,** les Indices Ponctuels d'Abondance (IPA), nous a permis de travailler à l'échelle des paysages. Les dénombrements réalisés à l'aide de cette méthode ont fait l'objet d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) pour données distributionnelles.

• une **méthode « absolue »,** les plans quadrillés, nous a permis de travailler à l'échelle des territoires. Les 397 territoires ont été décrits par 7 variables de végétation prenant au total 39 modalités. Ces résultats ont fait l'objet de plusieurs Analyses en Composantes Multiples (ACM) sur codage flou. Cette dernière méthode permet la prise en compte simultanée de variables quantitatives, semi-quantitatives ou qualitatives, et donc d'ajuster la prise de données à toutes appréciations de terrain de l'observateur.

Notre objectif initial a été atteint, à savoir de caractériser des habitats de reproduction pour chaque espèce à ces deux échelles. Le tableau récapitulatif ci-dessous nous permet de représenter d'une façon générale les habitats de reproduction de nos espèces, ici à l'échelle des paysages. En ce qui concerne les facteurs influençant la répartition de ces 7 espèces, nous avons mis en évidence trois effets, **années, milieux et espaces** qui jouent différemment selon l'échelle (paysages ou territoires) à laquelle on les mesure.

Tableau récapitulatif des principaux habitats des Turdidés et des Colombidés à l'échelle des paysages



Nous avons également atteint notre objectif ultime, puisqu'à partir des résultats il est possible de fournir des aides à la gestion des espèces et de leurs milieux.

Cette étude a permis de mettre au point une méthodologie d'étude des habitats d'espèces communes à plusieurs échelles d'espace et de temps. L'échelle la plus originale est celle des territoires. En effet, peu de travaux ont abordés les habitats de reproduction à une aussi grande échelle. Quelques méthodes d'utilisation récente en écologie ont été employées et seraient à développer. Il s'agit d'un Système d'information Géographique (SIG) et d'un modèle à automates cellulaires.

SUEUR François.– ***Stratégies d'utilisation de l'espace et des ressources trophiques par les Laridés sur le littoral picard.*** **119 p. Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes I soutenue le 22 novembre 1993. JURY : MM. J.C. LEFEUVRE, Président, B. FROCHOT, Rapporteur, P. ISENMANN, Rapporteur, P. TREHEN, R. MAHEO & M. DESPREZ.**

Bien que les communautés naturelles tendent vers un équilibre, elles fluctuent cependant dans le temps et dans l'espace selon des amphitudes et des périodicités variables. Cette variabilité, tant spatiale que temporelle, au sein des peuplements, longtemps considérée comme sans intérêt au regard de leur stabilité et de leur homogénéité, point de vue dominant des années 60 au début des années 70, n'est apparue importante qu'assez récemment. Aussi, la plupart des investigations sur les communautés aviennes n'ont été conduites que sur de courtes périodes et n'en donnent ainsi qu'une vision instantanée. Ces constatations montrent tout l'intérêt d'une étude spatio-temporelle d'un peuplement d'oiseaux effectuée pendant une période assez longue.

Parmi les oiseaux d'eau, les Anatidés et les Limicoles ont focalisé l'attention des ornithologues dans de nombreux sites estuariens ou littoraux français et européens. Par contre, les Laridés *sensu stricto* ont été délaissés pendant longtemps et ne font l'objet d'études spécifiques nombreuses que depuis une bonne dizaine d'années. Nos connaissances sur l'écologie de cette famille demeurent cependant encore trop fragmentaires, notamment lors de la période internuptiale.

Après une brève présentation du littoral picard situé sur les côtes de la Manche avec la baie de Somme comme site majeur par une latitude de 50.14 nord et une longitude de 1.33 est, les différents traits permettant de caractériser le peuplement de Laridés étudié depuis une dizaine d'années sont abordés.

Les Laridés ne sont représentés sur le littoral picard que par deux espèces nicheuses régulières, la Mouette rieuse et le Goéland argenté, une troisième, le Goéland cendré, ne s'y reproduit que de manière très épisodique. De toutes les régions françaises de la façade Manche et Mer du Nord, il s'agit de la moins riche du point de vue spécifique principalement en raison de la faible longueur de son littoral (environ 80 km), de l'absence d'îles ou d'îlots comme en Bretagne ou en Normandie, de la faible représentation des falaises à l'inverse de ces régions et du Nord et de l'absence d'un massif dunaire relativement humide et protégé comme dans ce dernier

Les effectifs nicheurs de la Mouette rieuse progressent sur le littoral picard. Ce fait entre dans le cadre de l'essor démographique et spatial de cette espèce en Europe depuis le début du 19ème siècle grâce à la diversification de ses biotopes de nidification et d'alimentation, l'océanisation du climat et les mesures de protection, essor se poursuivant encore actuellement. Cette croissance sur le littoral picard a très probablement deux origines . recrutement local important et immigration à partir d'autres régions où certaines colonies peuvent arriver à saturation. Paradoxalement, les effectifs stationnant en baie de Somme régressent très probablement en relation avec la diminution des surfaces occupées par les faciès typiquement estuariens

La colonie de Goélands argentés des falaises du sud du littoral picard semble stagner. La relative constance inter-annuelle des sites potentiels de nidification et des ressources alimentaires de l'estran rocheux, voire peut-être une diminution de ces dernières, sont probablement responsables de ce fait. Par contre, la colonie du Parc Ornithologique du Marquenterre, récemment implantée, progresse rapidement malgré les opérations de régulation. Son installation et surtout son développement (début de la mytilculture en 1981 et premier cas de reproduction réussie d'un couple de Goélands argentés l'année suivante) ont été favorisés par l'habitude qu'ont pris les mytilculteurs de nettoyer leurs Moules *Mytilus edulis* au gué de la Maye, soit à environ 500 m du site de nidification, et d'y abandonner parfois des quantités importantes de ces coquillages (1 à 2 mètres-cubes, parfois davantage). Ils procurent aux Goélands argentés une nourriture abondante alors qu'en période de nidification, la Coque *Cerastoderma edule*, autre proie importante de cet oiseau, ne possède encore que des effectifs réduits, hormis le naissain à partir de juin. En fixant des adultes à proximité de la colonie et en favorisant ainsi des phénomènes d'immigration, cet apport alimentaire est probablement un des facteurs permettant le maintien et le développement de cette population malgré la très faible productivité (1 à 9 jeunes à l'envol pour l'ensemble des couples depuis quelques années). Il n'est peut-être pas également étranger au fait qu'un cinquième à un quart des couples se cantonnent à nouveau dès le mois de novembre alors que sur la colonie des falaises calcaires, les couples n'arrivent pas avant le mois de mars, comme dans la plupart des pays d'Europe occidentale.

L'implantation du Goéland cendré n'a été que temporaire dans le Marquenterre, contrastant avec les colonisations souvent tenaces malgré la faiblesse des effectifs nicheurs dans la plupart des régions françaises où cette espèce s'est installée. Ceci est d'autant plus curieux que les effectifs présents en période internuptiale sont plutôt élevés et que plusieurs noyaux reproducteurs existent dans le Nord et le Pas-de-Calais voisins.

Alors que la plupart des Laridés augmentent leurs effectifs reproducteurs dans de nombreux pays d'Europe, aucune évolution positive des effectifs stationnant en baie de Somme n'a pu être décelée de manière significative en baie de Somme, au contraire même pour la Mouette rieuse. La régression des disponibilités alimentaires du site, tout au moins de certaines proies, déjà évoquée pour cette espèce, est peut-être en cause pour l'ensemble des espèces. Cette éventualité semble corroborée par le fait que les seuls Laridés en augmentation sur le littoral picard sont ceux fréquentant les secteurs en dehors de l'estuaire : littoral nord pour le Goéland leucophée (forte progression des effectifs estivaux), sud pour le Goéland bourgmestre (devenu régulier avec seulement 1 à 2 individus), ces deux zones et le Parc Ornithologique du Marquenterre pour la Mouette mélanocéphale.

La communauté des Laridés du littoral picard comporte 5 espèces présentes toute l'année (Mouette rieuse, Goélands cendré, brun, argenté et marin), 2 principalement migratrices (Mouettes mélanocéphale et pygmée), une surtout estivante (Goéland leucophée) et une également essentiellement hivernante en effectifs très réduits (Goéland bourgmestre). Il faut aussi remarquer que les espèces présentes toute l'année possèdent des patterns d'abondance différents : fluctuations saisonnières moderées comparativement aux autres pour la Mouette rieuse et le Goéland argenté, qui sont aussi les 2 seules nicheuses régulières, mais variations dans l'utilisation de l'espace, estivage faible pour le Goéland cendré et effectifs relativement élevés surtout lors de la migration postnuptiale pour les Goélands brun et marin.Ils ne sont représentés que par deux espèces nicheuses régulières, la Mouette rieuse et le Goéland argenté, une troisième, le Goéland cendré, ne s'y reproduit que de manière très épisodique. La communauté des Laridés comporte 5 espèces présentes toute l'année (Mouette rieuse, Goélands cendré, brun, argenté et marin), 2 principalement migratrices (Mouettes mélanocéphale et pygmée), une surtout estivante (Goéland leucophée) et une également essentiellement hivernante en effectifs très réduits (Goéland bourgmestre). Il faut aussi remarquer que les espèces présentes toute l'année possèdent des patterns d'abondance différents : fluctuations saisonnières modérées comparativement aux autres pour la Mouette rieuse et le Goéland argenté, qui sont aussi les 2 seules nicheuses régulières, mais variations dans l'utilisation de l'espace, estivage faible pour le Goéland cendré et effectifs relativement élevés surtout lors de la migration postnuptiale pour les Goélands brun et marin.

Les résultats obtenus par les reprises de bagues en nombre trop modeste pour une région aussi limitée que le littoral picard ne permettent guère une analyse détaillée, ceci d'autant plus que les pressions de baguage varient selon les espèces et les pays (influence des abondances respectives des premières dans les seconds mais aussi des études menées)

Hormis pendant la période de reproduction, les Laridés sont représentés en baie de Somme essentiellement par des adultes. Les autres classes d'âge fréquentent principalement d'autres sites littoraux (décharges pour le Goéland argenté) ou plus éloignés à l'intérieur des terres (cette espèce mais surtout la Mouette rieuse et le Goéland cendré), voire de tels sites continentaux dans d'autres régions (Goéland leucophée en Ile-de-France) ou des régions plus méridionales (Goélands cendré, brun, leucophée et marin).

Comme dans bon nombre d'estuaires d'Europe occidentale, le peuplement de Laridés de la baie de Somme est essentiellement composé de 5 espèces : Mouette rieuse, Goélands cendré, brun, argenté et marin. Deux oiseaux, Goélands brun et marin, fréquentent essentiellement le delta externe de l'estuaire et se retrouvent également sur les littoraux extra-estuariens aux sédiments, et aux peuplements benthiques, fort proches de cette zone. Les trois autres s'alimentent principalement sur les vasières dans l'estuaire mais effectuent aussi des incursions à l'intérieur des terres. La Mouette rieuse se montre la moins marine des Laridés en s'alimentant pendant la plus grande partie de l'année (10 mois sur 12) essentiellement dans des milieux continentaux (terres agricoles, marais et décharges) mais aussi en étant peu abondante dans l'estuaire (sauf en juillet et août) et souvent la moins fréquente des 5 sur la côte sableuse au nord ou de galets au sud. Elle est d'ailleurs exceptionnelle sur la côte rocheuse entre Ault et Mers-les-Bains. Seul le Goéland leucophée fréquente presqu'exclusivement la portion du littoral nord comprise entre Quend et la baie d'Authie. Les Mouettes mélanocéphale et pygmée, essentiellement migratrices, sont notées dans nombre de sites côtiers surtout extra-estuariens

Le Goéland brun ne fréquente qu'exceptionnellement l'intérieur des terres dans la plaine maritime picarde alors qu'il hiverne régulièrement dans ces milieux en Angleterre en nombre croissant depuis une quarantaine d'années : augmentation de presque 412 % entre 1953 et 1963, de 260 % jusqu'en 1973 et d'environ 78 % jusqu'en 1983 ; il peut même stationner sur certains sites intérieurs une grande partie de l'année et effectue en nombre des incursions dans le Nord, région pourtant voisine de la Picardie.

La très faible fréquentation de l'estuaire de la Somme proprement dit par le Goéland leucophée pourrait être due à ce que l'espèce ne s'est pas encore adaptée au cycle des marées qu'elle ignore dans son aire principale de répartition géographique, la Méditerranée, mais également à ce qu'elle préfère s'alimenter dans des secteurs aux sédiments très sableux à l'instar des Goélands brun et marin.

Comme le Goéland brun et de manière beaucoup plus nette encore, le Goéland marin ne fréquente qu'exceptionnellement l'intérieur des terres dans la plaine maritime picarde, en Picardie et même dans toute la France alors qu'en Angleterre il y est régulier et même abondant : augmentation de presque 193 % entre 1953 et 1963, d'environ 49 % jusqu'en 1973 et très légère régression les 10 années suivantes.

La comparaison des résultats concernant l'âge-ratio des Goélands cendrés sur divers sites, le rôle du ramassage des Coques et les facteurs influant les incursions à l'intérieur des terres amènent aux conclusions suivantes. Les immatures et les adultes partant dans les 30 minutes suivant le lever du soleil effectuent des incursions à l'intérieur des terres qui peuvent les amener au-delà de la plaine maritime picarde. D'autres adultes, et de très rares immatures, demeurent dans l'estuaire ou sur le littoral dans la journée ou peuvent opter pour une stratégie mixte (exploitation des bancs de Coques de la baie de Somme et des prés bordant la Maye, des faits similaires ont également été observés dans le sud de l'estuaire). Ce choix entre l'alimentation dans les milieux littoraux et celle dans les terres agricoles est dicté par la durée s'écoulant entre l'heure du lever du soleil et celle de la prochaine marée haute : plus celle-ci est longue, plus les oiseaux sont rassasiés lorsque le flot montant recouvre les secteurs riches en proies, Coques en particulier, et moins ils ont tendance à gagner l'intérieur des terres. Il est probable que plus la sensation de satiété est forte, moins les oiseaux ont tendance à s'éloigner du rivage. La plus ou moins grande concentration des oiseaux, de même chez la Mouette rieuse, dans les milieux cultivés du Marquenterre dépend en grande partie des disponibilités alimentaires de ces milieux.

Les fortes précipitations et les vents violents sont considérés comme favorisant les incursions de Laridés, Mouette rieuse, Goélands cendré et argenté en particulier, à l'intérieur des terres Les résultats que nous avons obtenu dans le Marquenterre (effectifs de Mouettes rieuses plus fortement corrélés au nombre de flaques et à la différence du nombre de flaques d'un jour à l'autre qu'à la pluviométrie de la veille et aucunement à la pluviométrie du jour) nous incitent à penser que les pluies interviennent davantage par l'intermédiaire des disponibilités alimentaires que de manière directe, ceci au moins dans le cas des déplacements à

faible distance (moins de 10 km) Cette hypothèse ne pourra être confirmée dans l'avenir que par l'étude des fluctuations de l'accessibilité des ressources alimentaires en relation avec la pluviométrie et la distance entre le site d'alimentation et la côte. Nous n'avons pu mettre en évidence l'influence de la force du vent dans notre étude mais nos 25 parcours ont été effectués par vent nul, faible ou modéré (0 à 5 Beauforts et moyenne de l'ordre de 2 Beauforts ; n = 75) Par vents beaucoup plus violents (au-delà de 7 Beauforts), les incursions à l'intérieur des terres apparaissent très nettement favorisées.

Nous n'avons pu mettre en évidence de facteurs influençant les incursions de Goélands argentés à l'intérieur des terres où ils exploitent principalement les décharges sur le littoral picard comme dans d'autres régions mais ces oiseaux peuvent modifier leur comportement alimentaire en baie de Somme lorsqu'ils consomment des Coques et rendre ces déplacements moins intéressants en tant que stratégie alimentaire.

Avec son régime essentiellement piscivore et nécrophage, le Goéland marin occupe une place à part dans le peuplement de Lardés du littoral picard, les 5 autres espèces étudiées consommant principalement des Invertébrés.

La comparaison du régime de ces dernières permet la mise en évidence de différences notables mais aussi de nettes similitudes. Ainsi, la Mouette rieuse est la seule à s'alimenter principalement de petits Invertébrés, en particulier de Crustacés Amphipodes, tout au long de l'année. Ces proies ne donnent le régime alimentaire du Goéland cendré que de janvier à mars et sur le littoral nord en septembre et novembre. La Coque les relaie en baie de Somme d'août à décembre et sur le littoral nord en août, octobre et décembre. Sur ce dernier site, les Annélides, surtout Lanice conchilega, dominent en juillet et octobre. En baie de Somme, le Goéland argenté s'avère être surtout un consommateur de Bivalves alors qu'il semble plus éclectique sur le littoral nord avec principalement des Crustacés Amphipodes en février, septembre et octobre, *L. conchilega* en août et la Moule en novembre. Sur ce dernier site, le Goéland leucophée consomme essentiellement L. conchilega en septembre et des Crustacés Amphipodes en octobre. Au cours de ce mois, ces derniers constituent la proie principale, non seulement de cette espèce, mais également de la Mouette rieuse, des Goélands brun et argenté

De rares études quantitatives du régime alimentaire de la Mouette rieuse ont été réalisées en milieu littoral L'importance des Crustacés, notamment celle des Amphipodes, est connue Nos résultats sont conformes à ce schéma général.

Le Goéland cendré est connu pour se nourrir sur le littoral de Coques, de Macomes et d'Amphipodes différents de ceux rencontrés sur la côte picarde puisqu'appartenant aux genres *Hyale* et *Pseudalibrotus*. Le régime de cette espèce, tel que nous l'avons défini, est donc assez similaire aux connaissances antérieures si ce n'est un rôle assez faible des Macomes et en contrepartie un rôle accru des Coques. Nous n'avons pas noté de tendance très piscivore chez cet oiseau, contrairement à ce qui s'observe dans le golfe de Riga.

Le régime alimentaire du Goéland brun en octobre sur le littoral sableux picard est très différent de celui connu dans le reste de l'Europe à base de Poissons, de Crustacés (mais aucun Amphipode n'est mentionné alors qu'ils représentent plus de 90 % des proies dans notre étude), d'Annélides, voire d'Insectes, en proportions variables selon les régions. Cette différence tient probablement au fait que la plupart des études antérieures ont été réalisées en période de nidification à l'aide d'analyses stomacales (les Amphipodes, de petite taille, disparaissant rapidement)

Aux Pays-Bas, le régime du Goéland argenté comporte essentiellement, avec des variations saisonnières mais aussi inter-annuelles en relation avec les disponibilités alimentaires, des Moules, des Etoiles de mer communes, des Crabes, des Coques, et dans une moindre mesure des Becs de jars *Mya arenaria*, des Poissons et des Crevettes grises. Les principales différences observées entre ces données et nos observations sur le littoral picard et en baie de Somme résident dans les rôles marginaux de l'Etoile de mer commune dans notre étude car peu abondante dans la région, du Crabe vert, de la Crevette grise et des Poissons, en l'absence du Bec de jars, proie pouvant cependant être prédominante au Parc Ornithologique du Marquenterre, et dans l'abondance saisonnière des Annélides et des Amphipodes. Ces divergences tiennent non seulement aux disponibilités alimentaires des proies mais également aux méthodes employées : analyses de contenus stomacaux, de fèces et de pelotes aux Pays Bas et observations directes pour notre étude. Nous avons déjà signalé ce type de différences sur les résultats obtenus à l'aide de trois méthodes différentes (observation directe, analyse de pelotes ou de restes alimentaires) en septembre 1985 et 1986 sur le littoral nord.

Les études antérieures sur le régime alimentaire du Goéland leucophée ayant été réalisées dans des régions ne disposant pas ou peu de zones intertidales, leurs résultats diffèrent souvent des nôtres de manière importante : micromammifères steppiques, oiseaux, lézards, poissons, crustacés, insectes et baies dans l'ancienne URSS , surtout déchets alimentaires sur les décharges et rejets des chalutiers en Camargue, poissons à Madère et essentiellement oiseaux sur l'île Selvagem Grande.

Le Goéland marin apparaît comme un omnivore prédateur, nécrophage et kleptoparasite sur le littoral picard comme ailleurs.

Si le régime des Laridés varie au cours de l'année et selon les sites (voir les résultats concernant la Mouette rieuse, les Goélands cendré, argenté et leucophée) en relation avec les disponibilités alimentaires, ces dernières entraînent également des fluctuations nycthémérales (influence des marées, de l'émersion de peuplements d'Invertébrés et de la luminosité) et inter-annuelles (influence des conditions météorologiques) décelées chez la Mouette rieuse, les Goélands cendré et argenté.

Chez le Goéland cendré, adultes et jeunes ne consomment pas les mêmes proies dans des proportions similaires alors qu'il est généralement admis que dans une situation identique, chez les oiseaux, les différentes classes d'âge prélèvent les mêmes espèces dans les mêmes gammes de tailles en utilisant les mêmes techniques. Les jeunes consommant sur le littoral nord essentiellement des proies moins profitables (Amphipodes) que celles ingérées par les adultes (Bivalves), ils ont ainsi davantage intérêt que ces derniers à gagner l'intérieur des terres où le régime de cette espèce semble surtout axé sur les Lombrics.

La faiblesse de notre travail, comme des études antérieures sur le régime alimentaire des Laridés, réside dans la présentation des résultats en fréquence de proies consommées : un Poisson de quelques centaines de grammes (ou davantage) se trouve ainsi placé sur le même plan qu'un Crustacé Amphipode à la masse infime (0,6 mg de poids sec libre de cendres. Les quelques résultats présentés montrent une très nette divergence entre les régimes alimentaires présentés en fréquence de proies ingérées et ceux exprimés en biomasses, beaucoup plus proches de la réalité

biologique. Des travaux antérieurs présentaient déjà des données exprimées en poids mais obtenues par analyses stomacales donc affectées de biais plus ou moins importants. Dans l'avenir, nous envisageons une analyse pondérale de nos données gr,ce à l'établissement de clés taille/poids saisonnières pour un certain nombre de proies. L'ensemble de nos données sur les régimes et leurs variations devra alors être réexaminé

Conformément à la théorie de la stratégie optimale de recherche de la nourriture, qui prévoit notamment une tendance à la concentration des prédateurs dans les zones les plus riches en proies, nous avons pu mettre en évidence une corrélation positive entre la répartition et les effectifs de Coques et de Goélands cendrés en septembre 1985 et 1986. Cette théorie fait l'objet de critiques parfois vigoureuses mais n'en présente pas moins une réelle valeur heuristique.

Toutefois, nous n'avons pu mettre en évidence de relation entre les fluctuations inter-annuelles de Goélands cendrés et de Coques, ces dernières n'étant toutefois déceiées que de manière indirecte, alors qu'une telle relation existe entre cette proie et les Goélands argentés. Cette différence entre Goélands cendré et argenté vis-à-vis des populations de Coques tient probablement au fait que le premier peut en cas de faibles ressources en Coques demeurer cependant dans l'estuaire tout en consommant d'autres proies alors que le Goéland argenté opte alors pour une autre solution : exploitation accrue du littoral extra-estuarien ou des décharges

L'ensemble des résultats acquis ne peut qu'inciter à poursuivre le suivi à long terme des populations de Laridés, effectifs, utilisations de l'espace et régimes alimentaires en particulier, afin d'apprécier l'incidence sur ces paramètres d'éventuelles variations du milieu telles que l'évolution des faciès estuariens, les fluctuations d'effectifs des espèces-proies, l'ouverture ou la fermeture de décharges, le développement d'activités conchylicoles... La variabilité dans l'espace et dans le temps est en effet essentielle en milieu littoral

La comparaison de populations échantillonnées le long d'un gradient géographique de 700 km a montré l'existence de différences morphologiques et biologiques entre populations. Cette variation géographique reflètent une différenciation génétique des populations chez les deux espèces. La différenciation entre populations est d'autant plus grande que les populations sont éloignées, et certaines variations paraissent être en accord avec les principaux changements d'environnements qui se manifestent le long du gradient étudié semble liée a de meilleures aptitudes non seulement à tolérer le manque de ressources mais également a acquérir les ressources des qu'elles deviennent disponibles chez *C. sumatrensis*. Les variations de l'ampleur de la régulation démographique en fonction des contraintes environnementales chez les deux espèces suggèrent que le risque d'extinction des populations locales est plus grand chez *C. canadensis* que chez *C. sumatrensis*. Ces différences de probabilité d'extinction des populations locales peuvent naturellement avoir des conséquences importantes et expliquer des différences de patrons de différenciation génétique entre espèces - différenciation génétique entre populations plus marquées et variation génétique intrapopulationnelle plus grande chez *C. canadensis*.

Un des facteurs présumés de l'évolution des populations chez les deux espèces est la sélection naturelle. Les mesures de la sélection phénotypique a partir des données obtenues dans l'expérimentation basée sur les transplantations ont montré que des pressions de sélection s'exercent sur les caractères morphologiques et biologiques chez les deux espèces, et que la compétition de voisinage joue un rôle important comme agent de sélection. Néanmoins, il est ressorti des analyses que les pressions de sélection sont non seulement hétérogènes dans l'espace (et vraisemblablement dans le temps) mais diffèrent également entre espèces. Des réponses a la sélection existent probablement, mais elles sont difficiles a prédire dans le cas de populations confrontées a des milieux hétérogènes. Toutefois, il semble bien que la sélection puisse expliquer en partie la différenciation génétique des populations a l'échelle régionale et également jouer un rôle dans le maintien de la variabilité génétique dans les populations locales.

THÉBAUD Christophe.– ***Colonisation de milieux hétérogènes par des plantes introduites : biologie des populations de*** **Conyza canadensis** ***(L.) Cronq. et*** **C. sumatrensis** ***(Retz.) E. Walk. (Astéracées).*** **Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, 242 p. soutenue le 14 décembre 1993 a l'Université de Montpellier II. JURY : MM. L. THALER, Président ; D. SIMBERLOFF, Professeur à l'Université d'État de Floride, Y.B. LINHART, Professeur à l'Université du Colorado, Rapporteurs ; C. LEFEBVRE, Professeur à l'Université Libre de Bruxelles, M. DEBUSSCHE, F. WAREMBOURG, Directeurs de Recherche, CNRS.**

Conyza canadensis et *C. sumatrensis* (Astéracées) possèdent une vaste aire de répartition en Europe couvrant des millions de km² et occupent une large gamme de milieux. Puisque les deux espèces ont été introduites, cette distribution résulte de la dispersion puis de la colonisation de nombreux milieux variables dans l'espace et le temps sur un laps de temps d'environ 300 ans - soit un changement majeur de distribution qui s'est opéré en moins de 300 générations.

YSNEL Frédéric.– ***Impact trophique et valeur bio-indicatrice d'une population d'Araignées : exemple d'une espèce à toile géométrique*** **Larinioides cornutus** ***(Araneidae).*** **Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes I, soutenue le 5 mai 1992 à l'Université de Rennes I.- JURY : P. BLANDIN, A.CANARD, M.L. CELERIER, J. DAGUZAN, J.C. LEFEUVRE, Y. ROBERT, P. TREHEN.**

Position du problème et définition des objectifs

De part leur place dans le réseau trophique (prédateurs de consommateurs primaires ou secondaires) les populations d'Araignées intègrent les éléments des niveaux inférieurs de la chaîne alimentaire et peuvent refléter plus particulièrement une partie de la productivité secondaire des milieux. La productivité des milieux peut être bio-évaluée par l'analyse des caractéristiques démographiques des populations d'Araignées si toutefois les conditions meso ou micro-climatiques, la pression de prédation ou de parasitisme, ou encore la compétition inter-spécifique

ne masquent pas les relations possibles entre la dynamique de population des Araignées et leur impact trophique.

Cependant, il n'existe pas, en climat tempéré comme sous d'autres climats, de travaux complets reliant précisément les caractéristiques de la dynamique de populations d'Araignées à la qualité et à la quantité des ressources nutritives prélevées dans le milieu.

Parmi les groupes fonctionnels d'Araneides utilisant en commun un mode de chasse identique, une espèce d'Araignée Orbitèle colonisant une lande hygrophile (ceinture à *Juncus effusus* et *Molinia caerulea* de bordure d'étang) est choisie comme modèle et trois objectifs principaux sont recherchés :

• définir précisément les caractéristiques du développement et du cycle vital de l'espèce en conditions naturelles.

• rechercher les relations entre les caractéristiques du développement et le nombre de proies consommées en milieu naturel au cours d'un cycle vital

• analyser les caractères du développement de l'espèce utilisables comme éléments bio-indicateurs des fluctuations de la productivité secondaire pour le milieu considéré.

Ce travail s'intègre dans l'une des facettes des travaux de l'URA 696 du CNRS.

Dynamique de population

Bien que l'espèce étudiée *(Larinioides cornutus, Araneae, Argiopidae)* soit largement implantée dans l'Ouest de la France, les connaissances relatives au cycle biologique restaient toutefois énigmatiques. Pour cerner le cycle vital de l'espèce et suivre l'évolution démographique de la population, il était fondamental de pouvoir distinguer les stades de développement (ou différentes classes d'âges) entre eux. Une revue des différentes méthodes utilisées en Arachnologie pour reconnaître les stades de développement et quelques tests préliminaires ont révélé que la trichobothriotaxie (étude du nombre et de la disposition des trichobothries) se posait finalement comme la méthode la plus fiable pour l'espèce considérée. Contrairement aux études trichobothriotaxiques développées auparavant par d'autres auteurs, nous faisons référence à des individus provenant de plusieurs élevages complets (du ler stade post embryonnaire au stade adulte) sous différentes conditions de température et de nutrition, pour déterminer les critères d'identification des stades. Cette méthode met en évidence la plasticité du développement post embryonnaire de l'espèce (nombre de stades de développement et taux de croissance corporelle) en fonction des conditions trophiques et thermiques qui engendre, à stade égal, des variations affectant le nombre de trichobothries portées par les Araignées. A partir de l'observation comparée de toutes ces variations individuelles, des formules trichobothriotaxiques synthétiques sont définies pour identifier tous les stades de développement en milieu naturel

L'analyse de l'évolution démographique de la population est réalisée au moyen de la clé trichobothriotaxique mise au point. Le suivi de la population se base sur 7 séries d'échantillonnages, étalés sur 14 mois, et permet à chaque fois d'analyser la structure démographique de la population à partir d'un nombre d'individus suffisamment abondant sans détruire ou altérer significativement la population naturelle. Les jeunes Araignées issues d'une même génération se subdivisent en deux cohortes, l'une (C1) issue des premières pontes de l'année (fin de printemps-début d'été) et l'autre (C2) issue des pontes de fin d'été-début d'automne. Ce « décalage » dans la période d'émergence des jeunes hors du cocon modifie les caractéristiques du développement des Araignées appartenant au deux cohortes

La durée du développement juvénile, la longévité des adultes et la présence des différents stades pendant l'hiver sont liées au sexe des individus et à la période d'apparition des premiers stades libres dans l'année. Le cycle vital s'effectue ainsi sur 10 à 14 mois et l'on observe de 5 à 8 stades immatures selon les cas. La compréhension globale du cycle repose parallèlement sur des expériences de laboratoire qui soulignent la liaison des cycles de pontes avec les cycles d'éclairement. Lorsque l'espèce est élevée sous de courtes photophases, ses capacités reproductives diminuent. En milieu naturel, cette régulation provoque l'apparition des pontes uniquement en « jours longs », c'est à dire au printemps ou en été. La mise en évidence de ce phénomène, alliée à la connaissance du temps de fabrication des cocons et de la longévité des femelles en conditions naturelles, permet de supposer qu'un faible nombre de pontes doit être produit par les Araignées dans la nature.

Cette hypothèse est confirmée par une étude précise sur les capacités reproductives de l'espèce au cours du cycle vital. En milieu naturel, les femelles produisent en moyenne une ponte alors que 10 cocons peuvent être fabriqués par une même femelle en élevage. Cette différence s'explique par la longévité exceptionnelle des Araignées adultes maintenues en élevage avec des cycles de pontes qui sont alors uniquement dépendants de l'apport trophique.

L'ensemble de ces éléments permet de définir une courbe de survie théorique qui constitue un des rares exemples connus chez les populations d'Araignées Orbitèles. Le début du développement est marqué par un fort taux de mortalité lié au taux important de cocons parasités. Au cours du développement post embryonnaire, la mortalité décroît et devient constante et faible pour les stades adultes. Pendant les phases juvéniles et adultes, les fluctuations de densité des Araignées doivent être liées à la mortalité hivernale et s'ajuster pour les autres saisons à la quantité de proies disponibles et à l'action éventuelle de prédateurs (oiseaux, batraciens, reptiles) ou de parasites spécifiques (Hyménoptères Cryptinés ou Diptères Chloropidés).

Besoins énergétiques théoriques et impact sur les populations proies

L'analyse de l'impact trophique s'appuie au préalable sur une approche bioénergétique.

Le calcul des équivalents-énergétiques des proies consommées par les Araignées élevées au laboratoire permet d'estimer la quantité d'énergie nécessaire au développement post embryonnaire. L'espèce appartenant au groupe des prédateurs poïkilothermes, la croissance et l'ingestion sont testées sous différentes conditions thermiques. Il apparaît nettement que la consommation énergétique individuelle, la durée des cycles d'intermue ainsi que la croissance des Araignées au cours du développement juvénile sont dépendantes de la température ambiante. Il existe un « preferendum thermique d'ingestion », sous une température de 21°C, pour lequel les Araignées présentent la plus forte consommation mais aussi une croissance et des durées d'intermues plus faibles. Pour des températures situées en deçà (16, 5°C) et au delà (27°C) du preferendum, les valeurs de l'ingestion diminuent mais la croissance et les durées d'intermues augmentent. Ainsi l'ingestion et la croissance de l'espèce ne s'ajustent

pas de manière linéaire à l'augmentation de la température mais peuvent présenter des valeurs identiques sous des écarts de température de 10°C. Ce résultat est essentiel car il représente un schéma particulier et inédit des variations possibles de la croissance et de l'intensité de la consommation en fonction de l'environnement thermique pour le groupe des Aranéides.

Sur le plan physiologique, plusieurs hypothèses sont émises sur le fonctionnement énergétique ou hormonal de l'espèce. Bien que les bilans énergétiques ne soient pas étudiés globalement, ces résultats montrent que les allocations d'énergie dévolues aux productions de croissance et aux dépenses d'entretien varient en fonction de l'environnement thermique.

Sous le preferendum thermique, l'augmentation de l'ingestion et la diminution parallèle de la croissance impliquent inéluctablement que les dépenses d'entretien s'élèvent et que l'activité de l'espèce s'accroît. Cette hypothèse est par ailleurs partiellement confirmée par l'étude des pourcentages d'exploitation des proies (activité de nutrition) qui atteignent dans ce cas des valeurs maximales. A l'inverse, pour des températures éloignées du preferendum, l'énergie allouée à la production de croissance est supérieure à celle dévolue aux dépenses d'entretien (activité plus faible)

Un modèle mathématique tridimensionnel (spline pseudo-cubique) intégrant la taille des individus, la valeur de la température ambiante, et la consommation énergétique des Araignées en phase juvénile est proposé pour l'étude des besoins énergétiques en conditions naturelles. L'étude de la croissance des Araignées sur le terrain permet à partir de l'intégration des températures de développement enregistrées au cours du cycle annuel, d'évaluer les besoins énergétiques individuels des immatures, pour chaque stade du développement et pour les deux cohortes.

Les mâles adultes ne se nourrissent plus (ou très épisodiquement) et par voie de conséquence, la modélisation de la consommation énergétique en phase adulte concerne uniquement les Araignées femelles. Dans ce cas, la méthode sélectionnée s'appuie sur la connaissance des taux de reproduction en milieu naturel, plus exactement sur le nombre

d'oeufs produits par pontes, nombre que l'on peut corréler, suivant la taille des femelles, à la quantité d'énergie ingérée par les adultes. Les calculs reposent sur des données d'élevages

effectués sous différents régimes de températures ; une relation unique « énergie ingérée - nombre d'œufs produits » définie pour l'ensemble des femelles testées permet de s'affranchir des paramètres climatiques pour l'estimation ultérieure des besoins énergétiques des femelles en conditions naturelles. La consommation moyenne individuelle des adultes est estimée d'après la taille moyenne des femelles et déduit du taux de reproduction.

La connaissance des taux de survie pour chaque stade du développement entraîne l'évaluation finale des besoins énergétiques sur un cycle annuel pour une fraction de population colonisant une ceinture de végétation de 20 m². L'ingestion théorique des femelles adultes (117 112 Joules) est supérieure, à elle seule, à l'ingestion totale de toute la population juvénile (97 400 Joules). Ce résultat laisse prévoir l'importance de l'impact trophique exercé par les Araignées sur les populations proies uniquement pendant la durée de la phase adulte.

La conversion des données énergétiques en nombre de proies effectivement consommées en milieu naturel, passe par l'analyse du spectre alimentaire des Araignées et de son évolution au cours des stades de développement successifs. Des pièges artificiels (en fil de nylon) mimant la structure d'une toile géométrique, sont utilisés pour définir, pour chaque stade du développement et pendant des cycles nycthéméraux entiers, la composition des spectres au cours des différentes saisons. Des nécessaires vérifications avec les proies interceptées dans les toiles orbiculaires puis effectivement consommées (par observation des restes alimentaires) permettent de valider les résultats liés à l'utilisation des toiles artificielles et de calculer, pour chaque mois de la période d'activité, et pour chaque stade, l'abondance relative des proies de chaque groupe consommées par les Araignées.

En rapport avec l'augmentation de la surface de toile construite, le spectre alimentaire se diversifie au fur et à mesure du développement post embryonnaire des Araignées. Toutefois Diptères, Hyménoptères, Coléoptères et Homoptères dominent constamment les spectres de captures mais leurs proportions relatives varient de manière remarquable en fonction de la

période de présence des Araignées dans le milieu, ce qui justifie en retour, la mise en oeuvre d'un tel protocole pour l'étude des spectres alimentaires

Du fait de la disparité dans la taille des proies capturées, c'est l'apport relatif en poids sec de chaque groupe de proies qui est considéré pour le calcul final du nombre de proies consommées au cours d'un cycle annuel. La quantité totale de proies capturées par la population sur une superficie ramenée à l'hectare s'élève à plus de 7 millions d'individus au cours du cycle vital (sur 12 à 14 mois). Ce nombre estimé correspond à un poids sec prélevé de 18,2 kg d'Arthropodes (composés à 99,6 % d'Insectes). La quantité globale de proies prélevées dans le milieu est inégale selon les groupes. Les Insectes de taille inférieure à 3 mm représentent 80,45 % du nombre total des captures mais un poids frais global de 7,43 kg soit 40,85 % du poids total consommé par la population. En comparaison avec les quelques données connues et extrapolées à l'échelle des peuplements, l'impact trophique de la seule population étudiée à l'étang de l'Abbaye peut représenter jusqu'à 36,4 % des flux trophiques traversant les peuplements globaux d'autres écosystèmes prairiaux, ce qui souligne, à priori, la richesse de l'entomofaune colonisant la zone d'étude.

Caractéristiques bio-indicatrices

La densité des Araignées est probablement corrélé à la disponibilité des ressources trophiques. Cependant, si les fortes densités d'individus observées dans la zone d'étude reflètent probablement la richesse des ressources trophiques, un indice bio-indicateur lié à la densité ne pourra être utilisé que si l'on évalue parallèlement la pression de prédation ou de parasitisme au cours du développement post embryonnaire.

D'autres indices permettent de s'affranchir des problèmes liés à la pression de prédation ou de parasitisme dans la bio-évaluation de la productivité des milieux par l'étude des caractéristiques démographiques des populations :

• **La taille des Araignées juvéniles ou adultes** permet d'estimer la quantité de proies consommées dans le milieu en fonction de la température ambiante sous laquelle s'effectue le développement. La comparaison du type de croissance de l'espèce sur plusieurs zones d'étude peut amener à définir, en fonction des caractéristiques spécifiques des mésoclimats, l'impact trophique de l'espèce sur chaque zone d'étude et par

conséquent, donner un indice sur la productivité respective de chaque milieu.

• **Les taux de reproduction** sont corrélés à l'apport trophique mais les fluctuations des capacités reproductives de l'espèce concernent non pas le nombre de pontes par femelles mais plutôt le nombre ou la taille des oeufs produits. Pour l'espèce considérée, c'est donc par l'analyse du rapport taille des oeufs / nombre d'oeufs par pontes que l'on recherchera les disponibilités trophiques d'un milieu.

• Les résultats acquis sur la consommation de l'espèce en fonction de l'environnement thermique font ressortir un troisième indice basé sur l'analyse de **la proportion sexuelle** des adultes obtenue en élevage. La proportion sexuelle est en faveur des femelles lorsque les Araignées se développent sous leur optimum d'ingestion alors que le nombre de mâles survivants est plus élevé sous d'autres températures. Sous l'optimum thermique, lorsque la nourriture fournie aux Araignées est plus variée, la proportion de femelles atteignant l'état adulte est encore plus forte. Nous avançons alors l'hypothèse qu'il puisse exister une mortalité différentielle selon les sexes en cours de développement post embryonnaire en fonction des conditions trophiques et thermiques rencontrées au cours du cycle biologique.

Ainsi, dans une station où les conditions climatiques sont éloignées du preferendum thermique de l'espèce, comme par exemple sur la lande étudiée, la proportion sexuelle en faveur des femelles sur un cycle annuel peut constituer un indice de la richesse en proies du milieu

ZHOU He.– ***Biologie comparée d'écotypes de Trifolium pratense L. : diversité des fonctions de croissance et de reproduction.*** **145 p. Thèse de doctorat de l'Université de Bourgogne. Soutenue le 30 juin 1992. JURY : J. MONIN, J. GASQUEZ, P. ROTILI, B. FROCHOT, P. JACQUARD, et J.P. MAITRE.**

La domestication du trèfle violet comme espèce fourragere , son extension à travers l'Europe à partir du seizième siècle et sa plasticité ont contribué à une distribution géographique très vaste. Sous la sélection naturelle, des écotypes se sont développés dans des conditions environnementales diversifiées. Ces écotypes se caractérisent par leur grande variabilité d'adaptation morphologique et physiologique, ce qui devrait correspondre à des différences importantes entre écotypes provenant de situations climatiques opposées.

L'utilisation de ressources écotypiques nécessite en premier lieu de définir ce que représente cette diversité entre écotypes et à l'intérieur de chaque écotype, d'un point de vue morphologique, physiologique et génétique. On s'intéressera en priorité aux aspects morphogénétiques. Tout d'abord, on cherchera à préciser, s'il est possible de discriminer des écotypes par la prise en compte de caractères morphologiques, morphogénétiques, voire démographiques. Cette discrimination devrait nous permettre de mettre en évidence des relations, si elles existent, entre caractères afin de disposer d'indicateurs facilitant le repérage d'adaptations particulières selon les conditions climatiques de l'origine des écotypes.

Afin de préciser les caractères et leur variabilité, nous avons réalisé une étude de la biologie comparée d'écotypes du trèfle violet provenant de différents milieux d'origine, à trois stades de leur cycle : établissement, croissance et reproduction.

Le matériel étudié est constitué de graines d'écotypes de trèfle violet provenant de 15 origines géographiques différentes Ces graines ont été recueillies dans des prairies naturelles par des cueilleurs collaborant avec les jardins botaniques des différents pays. Une fiche jointe à l'Index seminum envoyé à tous les jardins botaniques précisait les conditions de récolte in situ et les caractéristiques stationnelles à mentionner.

Les données climatiques normales des stations météorologiques se trouvant à proximité des milieux d'origine des écotypes nous ont été communiquées. Nous avons estimé la durée de la sécheresse, calculée en mois, à partir des diagrammes ombrothermiques réalisés selon le schéma proposé par GAUSSEN. Pour quantifier l'importance de cette sécheresse, nous avons planimétré sur les mêmes diagrammes, tous réalisés à la même échelle, l'aire délimitée par les courbes de températures et de pluviosité quand P < 2T. Nous avons calculé aussi les indices d'aridité. Ces indices ont l'avantage de permettre une comparaison pour l'ensemble des stations, même si celles-ci ne présentent jamais de sécheresse.

Trois séries d'études se sont succédées d'octobre 1987 à septembre 1989 La première concernait les caractères de la graine et de la première feuille. Nous avons utilisé la totalité des 15 écotypes dans cette expérience. La deuxième a été réalisée du mois d'avril au mois de septembre 1988 Parmi les 15 écotypes, nous en avons choisi 7 compte-tenu des disponibilités en graines. Le repiquage au champ a été effectué au stade de trois feuilles. Nous avons disposé les plantules sur la parcelle au hasard. La parcelle était composée de 7 lignes de 40 plantes par écotype. La distance entre les lignes et entre plantes sur la ligne a été fixée à 1 m. La première coupe a été effectuée au 15 septembre 1988. Cette étude concernait la croissance et la précocité de floraison. La troisième étude sur les caractères de reproduction a été également réalisée au champ, de mars à septembre 1989 Ce sont les mêmes plantes des 7 écotypes qui ont été utilisées. La coupe a été réalisée au 25 juillet 1989. La marque foliaire, la dimension de la graine, la surface foliaire, la longueur du tube corollin, le port de la plante, l'émergence foliaire et la biomasse aérienne ont été étudié comme caractéristiques écotypiques

L'abondance des résultats a nécessité le traitement de données par l'informatique, en particulier pour obtenir des représentations synthétiques, en plusieurs dimensions, de l'ensemble des paramètres. Les logiciels (STAT-ITCF) élaborés par l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages ont surtout été utilisés pour les analyses multivariées: analyse en composantes principales(ACP), analyse factorielle discriminante (AFD), analyse factorielle des correspondances (AFC).

Nous avons pu mettre en évidence que à l'établissement, la taille de la graine joue un rôle important. Les écotypes à grosses graines présentent un avantage certain grâce au réserves qu'ils contiennent. Cet avantage disparaîtrait dans le temps. Les différentes modalités d'utilisation (pâturage ou fauche) peuvent influer sur la stratégie évolutive d'une population fourragère. Les différentes longueurs de pétiole entre les deux écotypes anglais présentent bien cette adaptation.Un des facteurs les plus significatifs qui peut guider l'adaptation de la plante dans la

sélection naturelle est la taille de graine. Les conditions climatiques constituant un des facteurs qui peuvent influer sur la taille de graine. Les écotypes qui proviennent du centre d'origine possèdent les grosses graines. Les écotypes se trouvant dans une situation climatique moins favorable, ont leurs tailles de graine diminuées. La forme de la graine est plus stable que la taille de la graine. les conditions climatiques peuvent influer sur la taille de la graine, pas sur la forme de la graine

La variabilité de la constante phyllochronique dans le temps et selon les conditions environnementales tend à montrer qu'elle ne dépend pas uniquement de la température. Le changement de la constante phyllochronique entre le semis et la dixième feuille apparue pour tous les écotypes confondus est à mettre en relation avec le rythme de développement et n'est pas une caractéristique écotypique. Ce résultat tend à montrer que si la sélection s'opère sur les individus de ces populations, elle n'intervient pas au niveau du rythme de l'émission foliaire.

Les études faites sur la précocité de floraison a montré que la photopériode est le facteur principal terminant le moment de l'initiation florale chez le trèfle violet. La température devient un des facteurs limitant de la mise à fleur en condition de photopériode favorable. Les réactions pour la température élevée entre les écotypes ne sont pas identiques

La notation de marque foliaire du trèfle violet est utile pour étudier la diversité de ces caractères morphologiques. les variations de marque foliaire entre les écotypes reflètent des différences phénotypiques intrapopulation. De l'ensemble des résultats concernant les marques foliaires il ressort que les écotypes étudiés présentent essentiellement des marques foliaires du type sauvage. La marque foliaire peut être utilisée comme un indicateur dans l'étude de la diversité de la population et de sa diversité.

Le port de plante peut être exprimé par l'angle que fait la tige avec le sol. Les paramètres déterminant le port de plante peuvent être utilisées pour orienter les possibilités d'utilisation. L'écotype à port prostré serait utilisé dans une culture fourragère associée avec les graminées.

La relation entre le rapport de la longueur à la largeur du limbe et la latitude montre que la variation du rapport est déterminé par les conditions climatiques ou précisément par la photopériode.

La longueur du tube corollin est un des facteurs déterminant la réussite de la pollinisation. La variabilité de la longueur du tube corollin provient des deux niveaux : interécotypique et intraécotypique. Il n'y a qu'un seul écotype possédant la corolle adaptée aux abeilles. La variabilité de la longueur du tube corollin entre les plantes dans un écotype pourrait donner la possibilité de sélectionnés des individus au tube corollin court dans un écotype au tube corollin en moyenne long. La longueur du tube corollin est un des éléments principaux liés au taux de nouaison qui varie de 19,65 à 34,07 % entre les écotypes étudiés

L'allocation reproductive que nous avons mesurée à la fin du cycle biologique varie de 38,87 à 54,01 % entre les écotypes étudiés. Cette variation reflète les différences de stratégie adaptative

L'action sélective du climat apparait très nettement pour les caractères reproductifs (allocation reproductive, précocité de floraison, taille des fleurs, taille et forme des graines) et pour ceux qui aident à la dispersion des graines (port dressé). C'est ainsi que les trèfles méditerranéens présentent dans la plupart des cas un avantage reproductif dans les conditions souvent sèches et chaudes de la plaine dijonnaise. Les latitudes nordiques froides et humides, prédisposent au contraire à des caractéristiques opposées. En climat continental voire semi-continental la discrimination entre écotypes est moins nette et donne des résultats intermédiaires tantôt plus proches des pressions sélectives nordiques tantôt plus comparables à celles des latitudes méditerranéennes.

ANALYSES D'OUVRAGES

François RAMADE.- ***Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement.*** **Ediciences international/ Paris, 1993 - 822 pages.**

Il m'est souvent arrivé de participer à des discussions sur la sémantique des termes d'écologie et d'environnement ; d'autre part, on a pu noter une dérive importante lorsque les journalistes se sont intéressés à l'écologie et à ses applications.

L'utilité d'un dictionnaire spécialisé n'est donc pas à démontrer mais, pour répondre à la demande, il fallait un certain courage. C'est celui qu'a eu François Ramade en rassemblant :

• 5000 termes classés par ordre alphabétique, traduits en anglais, et définis ; faire figurer l'équivalent traduit s'avère très utile car de nombreux termes sont d'origine anglo-américaine et plus ou moins détournés de leur sens. Quant aux définitions elles assureront une base de référence dans un domaine aussi complexe que celui de l'écologie. Clarifier les termes d'une science en pleine évolution était indispensable.

• 3800 entrées donnent lieu à un développement plus ou moins détaillé pouvant aller jusqu'à l'établissement d'un dossier Le but de l'auteur est, en effet, non seulement la définition des termes mais aussi l'analyse des concepts de l'écologie, ce qui introduit des recoupements entre termes. Ainsi le mot « écosystème » ouvre un dossier de 8 pages, avec de nombreuses illustrations et des recoupements signalés en caractères gras

Le tout est parfaitement clair à consulter, avec des illustrations très précises.

• un lexique anglais-français, fort utile pour les raisons énoncées ci-dessus, et pour chaque terme.

• 5 index spécialisés en fin d'ouvrage, pour la recherche de termes qui figurent dans les textes mais pas obligatoirement dans les entrées. Ils sont rangés sous les rubriques : écologie fondamentale, écologie appliquée, sciences de l'environnement (écologie exclue), index taxonomique, index biogéographique.

Le choix effectué par F. RAMADE de 5000 termes parmi les 10000 qu'il estime concerner l'écologie et les sciences de l'environnement n'est pas arbitraire. Il correspond à une réflexion professionnelle ; il s'adresse à des professionnels et à des utilisateurs : ingénieurs, concepteurs et bureaux d'études, biologistes, étudiants à la recherche des concepts fondamentaux des sciences en question.

Germaine RICOU

Yves SÉMÉRIA.- ***Analyse, recensement et délimitation des ressemblances problématiques dans les systèmes naturels. Une étude de biologie épistémologique et critique avec références spéciales au cas des phénomènes dits mimétiques et des hypothèses affines.*** **Société linnéenne de Lyon, éditeur- 33, rue Bossuet, F-69006 Lyon (France). 240 pages, 15 clichés couleurs, 30 dessins, graphiques, tableaux- Index des taxons cités. Résumé, analytique et général. Préface de Renaud Paulian.**

Voici un ouvrage qui se propose de relever, dans tous les systèmes naturels, biologiques et non biologiques, des ressemblances non attribuables à la parenté, de définir leur nature et la méthode permettant de leur prêter un degré plus ou moins grand d'exactitude dans une échelle dite de superposabilité. L'auteur s'attache donc à recenser, analyser et délimiter toutes les ressemblances problématiques dans leur ensemble, après avoir défini la notion même de *ressemblance en général* (travail jamais effectué dans ce contexte), y compris les plus insignifiantes et les plus anthropomorphiques, sans souci de leur éventuelle signification, en les traitant à l'état brut, c'est à dire en-dehors de toute interprétation orientée .

Inévitablement il se rencontre parmi les ressemblances problématiques des ressemblances mimétiques, celles-ci ne recouvrait d'ailleurs pas la totalité de celles-là. Il convient alors de les situer les unes par rapport aux autres et d'entreprendre un examen des théories qui ne justifient ces dernières jusqu'à un certain point, mais qui ne justifient que celles-là. Il en découle, dès ce moment, une remise en question des postulats reçus depuis Darwin, Bates et leurs continuateurs.

Par exemple, il est d'usage d'insister sur le rôle déterminant de l'opérateur dans la genèse du mimétisme, rôle sans aucun doute très surfait, comme ne le font pas voir les expérimentations habituelles sur ce sujet. C'est pourquoi, afin de cerner la fonction véritable de cet opérateur, et tout spécialement de l'oiseau, il est suggéré, dans le dernier chapitre, un programme de recherche *techniquement* simple (quoique financièrement lourd), premier essai d'investigation méthodique, à l'échelle du globe.

Des notions inédites ouvrant, on peut l'espérer, sur de nouvelles perspectives, viennent soutenir le débat : ainsi celle de communication (au sens premier du terme) qui entraîne celle de *valence*, pour tâcher de comprendre pourquoi, si les formes qui se ressemblent cohabitent Impérativement (en tenant compte des éventuelles exceptions qui confirment la règle, mais qui pour autant demandent à ne pas être négligées), toutes celles qui coha-

bient régulièrement ne se ressemblent pas ; ou encore, celle du rôle central des homologies dans la genèse des ressemblances organiques, ou enfin celle de *simili-species*, façon de ranger les formes mimétiques en une seule entité qui passe par dessus les divisions taxonomiques, sans pourtant toucher à la systématique usuelle.

L'auteur a surtout visé, avec cet ouvrage sur les ressemblances problématiques, à rajeunir une vieille dispute et, dans la mesure du possible, à faire *table rase* d'une réflexion séculaire relative au mimétisme et qui, malgré des découvertes intéressantes de cas nouveaux (surtout dans les zones tropicales), ne manque pas de se figer progressivement, à travers la monotonie des mêmes interprétations. Il y a fort peu d'études critiques *fondamentales* du mimétisme, pour ne pas dire pas du tout, à notre connaissance. Il faut donc insister sur le fait qu'il s'agit là d'une œuvre originale et réellement nouvelle. Tous les scientifiques, amateurs ou professionnels, ne peuvent manquer de prêter une certaine attention aux phénomènes des ressemblances en général et mimétiques en particulier ainsi qu'à leur étude parce qu'ils touchent de plein fouet l'évolution elle-même. La clé de l'une donnera inévitablement la clé de l'autre.

La Rédaction

ERRATUM

Jean-Claude Pellerin *Bull. Ecol.*, t 24 (2-3-4) 1993 179-189.– **Relations interspécifiques entre le Chevreuil (*Capreolus Capreolus* L.) et le Sanglier (*Sus scrofa* L.)**

Page 184.– Dans la figure 2, les classes I et III1, III2 et IV2, IV3 et V sont à regrouper

Page 188.– Le tableau VII présente un alignement défecteux

TABLEAU VII.– Imprégnation des frottis de chevreuils et de sangliers avec du goudron de pin (forêt de Ferrières, 1992).

Impregnation of the fraying stocks of the Roe-Deer and the Wild Boar with pine-tar (Ferrières forest, 1992).

Numéro de parcelle	283		261, 263	
Traces	**Chevreuil**	**Sanglier**	**Chevreuil**	**Sanglier**
Nombre de frottis ou frottoirs imprégnés (T)	136	14	7	43
Nombre de frottis ou frottoirs abandonnés	100	7	4	4
Nombre de frottis portant des coups (i)	18	6	1	38
Nombre de frottis ou de frottoirs nouveaux (2)	8	3	0	13
Nombre de frottis non retrouvés	10	1	2	1
Régalis territoriaux nouveaux (3)	3	–	0	–
Nombre total de réactions R = 1+2+3	29	9	1	51
Taux de réaction R/T (en %)	21 %	62 %	14 %	118 %

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

(becoming operative for papers submitted from January 1994)

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence:
- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37: 113-120

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester: 175 p

GARAY, I. & NATAF, L., 1982 — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1: 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw or Illustrator can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence: Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1994)

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
- Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

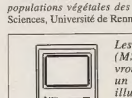
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



*Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 **de type HD**.*

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 25

PARTICULIERS :	Cotisation[1] à la S.F.E.	Abonnement[2]	Total
FRANCE ET C.E.E	150 F	275 F	425 F
AUTRES PAYS	150 F	350 F	500 F
Étudiants, Stagiaires étrangers[3]	50 F	140 F	190 F
COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agences et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

[1] Les membres de la S.F.E. reçoivent la « Lettre de la Société Française d'Écologie »
[2] L'abonnement peut être souscrit indépendamment de l'adhésion à la S.F.E.
[3] Nécessité d'une attestation d'inscription.

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT** : Les cotisations doivent et les abonnements être payés directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.

QUETZAL
COMMUNICATIONS
ÉDITION SCIENTIFIQUE
CRÉATION GRAPHIQUE
CARTOGRAPHIE - PAO
28, rue des Cailloux
92110 Clichy
(1) 47.30.24.48

Ce numéro du Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société Française d'Écologie

Imprimé en France : Louis Jean 05003 Gap

Dépôt légal : 652 — Septembre 1994

SOMMAIRE

CONTENTS

ÉCOLOGIE

— TOME 25 - N° 1 —

Mars 1994

BLANDIN P.– Éditorial **3**

François BOURLIÈRE **5**

MORAND A., YVES MAJCHRZAK Y., OLIVIER MANNEVILLE O. & BEFFY J.-L.– Papillons du genre *Maculinea (Lycaenidae)* et pastoralisme : aspects antagonistes d'une gestion conservatoire **9**

KHELIL M.A. & DEBOUZIE D.– La communauté d'arthropodes des touffes d'alfa *(Stipa tenacissima)* dans les hautes plaines steppiques de Tlemcen (Algérie) **19**

LEMPÉRIERE G.– Ecologie d'un ravageur forestier *Dendroctonus micans* (Kug.) (Col. Scolytidae), l'Hylésine géant de l'Épicéa - 1ère partie : Biologie et Biogéographie **31**

GUÉGUEN A. & VANNIER G.– Point d'abaissement cryoscopique des œufs d'Orthoptères : relation avec l'altitude **39**

Résumés de thèses **45**

Analyse d'ouvrages **59**

Erratum **61**

BLANDIN P.– Éditorial **3**

François BOURLIÈRE **5**

MORAND A., YVES MAJCHRZAK Y., OLIVIER MANNEVILLE O. & BEFFY J.-L.– Maculinea *Butterfly species (Lycaenidae) and extensive grazing antagonistical effects of a conservation management.* **9**

KHELIL M.A. & DEBOUZIE D.– Arthropod community of *Stipa tenacissima* tufts in the high steppe plains of Tlemcen (Algeria) **19**

LEMPÉRIERE G.– Ecology of the great european spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Kug.) **31**

GUÉGUEN A. & VANNIER G.– Supercooling point of grasshoppers eggs : relation with altitude **39**

Thesis review **45**

Book review **59**

Erratum **61**